

**Univerzita Hradec Králové  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra biologie**

# **Srovnávací ekologie včel hnízdících v prázdných ulitách plžů**

Diplomová práce

**Autor:** Bc. Kateřina Klabanová  
**Studijní program:** N1101 / Matematika  
**Studijní obor:** 7504T088 / Učitelství matematiky pro  
střední školy  
7504T029 / Učitelství biologie pro  
střední školy  
7504T / Učitelství pro střední školy –  
společný základ  
**Vedoucí práce:** Doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D.

Hradec Králové

srpen 2018



## Zadání diplomové práce

<b>Autor:</b>	<b>Kateřina Klabanová</b>
Studium:	S16MA005NP
Studijní program:	N1101 Matematika
Studijní obor:	Učitelství biologie pro střední školy, Učitelství matematiky pro střední školy
<b>Název diplomové práce:</b>	<b>Srovnávací ekologie včel hnízdících v prázdných ulitách plžů</b>
Název diplomové práce AJ:	Comparative ecology of bees nesting in empty gastropod shells

### **Cíl, metody, literatura, předpoklady:**

Cílem práce je vytvořit vyčerpávající rešerši o všech aspektech hnízdní biologie včel hnízdících v prázdných ulitách plžů. Budou zpracovány informace o všech evropských druzích. Doplněním práce budou i výsledky z terénního studia těchto včel na území České republiky.

The aim of the thesis is to compile a review of all aspects of nesting biology of bees nesting in empty gastropod shells. The thesis will include data on all European species. Literary data will be connected also with new findings from field studies of these bees in the Czech Republic.

Garantující pracoviště:	Katedra biologie, Přírodovědecká fakulta
Vedoucí práce:	doc. Mgr. Petr Bogusch, Ph.D.
Oponent:	RNDr. Kateřina Černá, Ph.D.
Datum zadání závěrečné práce:	23.10.2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně a že jsem v seznamu literatury uvedla všechny prameny, z kterých jsem vycházela.

V Košťálově dne

Podpis autora

Poděkování:

Děkuji svému vedoucímu práce Doc. Mgr. Petru Boguschovi, Ph.D. za jeho odborné vedení a přátelský přístup při zpracování mé diplomové práce. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Martinovi Kolískovi, Ph. D. za vytvoření fylogenetických stromů.

## ANOTACE:

Klabanová, K. (2018): Srovnávací ekologie včel hnízdících v prázdných ulitách plžů. Katedra biologie, Univerzita Hradec Králové, diplomová práce, 106 pp.

Předložená diplomová práce se zabývá hnízděním samotářských včel v prázdných plžích ulitách, tato hnízdní strategie se vyvinula v rámci skupiny Hymenoptera – Aculeata třikrát nezávisle na sobě u skupin Megachilidae, Pompilidae a Vespidae. U skupiny Pompilidae to jsou zástupci z rodu *Auplopus* a rodu *Anoplius*, ze skupiny Vespidae to jsou některé druhy z rodu *Leptochilus* a *Quartinia* a z čeledi Megachilidae m. j. 36 druhů evropských samotářských včel, které patří do dvou tribů – Anthidiini a Osmiini. V tribu Anthidiini se zmiňovaná hnízdní strategie objevuje u dvou rodů *Afranthidium* a *Rhodanthidium*, v tribu Osmiini hnízdí v ulitách zástupci rodů *Hoplitis*, *Hoplosmia*, *Osmia*, *Protosmia* a *Wainia*. Nejvíce druhů hnízdících v prázdných plžích ulitách patří do rodu *Osmia*, v kterém se tato hnízdní strategie objevuje u šesti podrodů z osmnácti – *Allosmia*, *Erythrosmia*, *Helicosmia*, *Neosmia* a *Pyrosmia*. V hnízdech těchto druhů parazitují kleptoparaziti z rodu *Stelis* a parazitoidi z rodů *Chysura*, *Melittobia*, *Anthrax* a *Sapyga*. Moje diplomová práce obsahuje fylogenetický strom znázorňující shody, podobnosti i rozdíly v hnízdní biologii studovaných druhů, který byl zpracován v programu IqTree.

**Klíčová slova:** fylogeneze hnízdního chování, hnízdění v ulitách, *Hoplitis*, *Hoplosmia*, *Osmia*, *Protosmia*, *Rhodanthidium*

## ANNOTATION:

Klabanová, K. (2018): Comparative ecology of bees nesting in empty shells of gastropods. Biology department, University Hradec Králové, Diploma Thesis, 106 pp.

This thesis deals with nesting behaviour of solitary bees nesting in empty gastropod shells. This nesting strategy has evolved within the group Hymenoptera - Aculeata three times independently in the families of Megachilidae, Pompilidae and Vespidae. Species of the genus *Auplopus* and *Anoplius* are representatives of Pompilidae, *Leptochilus* and *Quartinia* of Vespidae. Altogether 36 species of Megachilidae of two tribes - Anthidiini and Osmiini make their nests in empty gastropod shells. *Afranthidium* and *Rhodanthidium* are representatives of the tribe Anthidiini. Among the tribe Osmiini, several species of the genera *Hoplitis*, *Hoplosmia*, *Osmia*, *Protosmia* and *Wainia* nest in shells. Most species-rich is genus *Osmia*, in which this nesting strategy can be found within six subgenera from eighteen - *Allosmia*, *Erythrosmia*, *Helicosmia*, *Neosmia*, *Osmia* and *Pyrosmia*. The nests in shells are parasitized by kleptoparasites of the genus *Stelis* and parasitoids from the genera *Chysura*, *Melittobia*, *Anthrax* and *Sapyga*. This diploma thesis contains a phylogenetic tree showing coincidences, similarities and differences in nesting biology of studied species, which was elaborated in IqTree program.

**Keywords:** phylogenetic nesting behavior, nesting in the snail shells, *Hoplitis*, *Hoplosmia*, *Osmia*, *Protosmia*, *Rhodanthidium*

# OBSAH

ÚVOD A CÍLE PRÁCE .....	10
LITERÁRNÍ PŘEHLED .....	12
2.1    Včely.....	12
2.2    Samotářské včely.....	14
2.3    Druhy hnízdící v dutinách.....	15
2.4    Charakteristika evropských druhů samotářských včel hnízdících v prázdných ulitách plžů .....	17
2.4.1    Hoplitis fertoni (Pérez, 1891) .....	19
2.4.2    Hoplitis zandeni (Teunissen & van Achterberg, 1992).....	19
2.4.3    Hoplosmia croatica Friese, 1893 .....	21
2.4.4    Hoplosmia fallax Pérez, 1895 .....	22
2.4.5    Hoplosmia pinguis Pérez, 1895 .....	22
2.4.6    Hoplosmia spinulosa (Kirby, 1802).....	23
2.4.7    Osmia andrenoides Spinola, 1808.....	26
2.4.8    Osmia aurulenta (Panzer, 1799).....	27
2.4.9    Osmia balearica Schmiedeknecht, 1886 .....	30
2.4.10    Osmia bicolor (Schrank, 1781) .....	30
2.4.11    Osmia bicornis (Linnaeus, 1758) .....	33
2.4.12    Osmia bischoffi Atanasov, 1938.....	34
2.4.13    Osmia cinnabarina Pérez, 1895.....	35
2.4.14    Osmia clypearis Wu, 1985.....	35
2.4.15    Osmia cornuta (Latreille, 1805).....	36
2.4.16    Osmia ferruginea Latreille, 1811.....	37
2.4.17    Osmia jason Benoist, 1929.....	38
2.4.18    Osmia melanogaster Spinola, 1808.....	39
2.4.19    Osmia melanura Morawitz, 1871.....	39

2.4.20	<i>Osmia notata</i> (Fabricius, 1804) .....	40
2.4.21	<i>Osmia rufohirta</i> Latreille, 1811 .....	41
2.4.22	<i>Osmia rutila</i> Erichson, 1835 .....	44
2.4.23	<i>Osmia sybarita</i> Smith, 1853 .....	45
2.4.24	<i>Osmia tricornis</i> Latreille, 1811 .....	46
2.4.25	<i>Osmia tunensis</i> (Fabricius, 1787) .....	47
2.4.26	<i>Osmia versicolor</i> Latreille, 1811 .....	48
2.4.27	<i>Osmia viridana</i> Morawitz, 1874 .....	49
2.4.28	<i>Protosmia exenterata</i> (Pérez, 1895) .....	50
2.4.29	<i>Protosmia glutinosa</i> (Giraud, 1871) .....	50
2.4.30	<i>Protosmia paradoxa</i> (Friese, 1899) .....	51
2.4.31	<i>Protosmia sideritis</i> Tkalcu, 1978 .....	52
2.4.32	<i>Protosmia tauricola</i> Popov, 1961 .....	52
2.4.33	<i>Rhodanthidium infuscatum</i> (Erichson, 1835) .....	53
2.4.34	<i>Rhodanthidium septemdentatum</i> (Latreille, 1809) .....	53
2.4.35	<i>Rhodanthidium siculum</i> (Spinola, 1838) .....	54
2.4.36	<i>Rhodanthidium sticticum</i> (Fabricius, 1787) .....	55
2.5	Kleptoparaziti a parazitoidi samotářských včel hnízdících v prázdných ulitách plžů .....	56
2.6	Charakteristika parazitů samotářských včel.....	59
2.6.1	Rod <i>Stelis</i> .....	59
2.6.2	Rod <i>Chrysura</i> .....	60
2.6.3	Podčeleď <i>Anthracinae</i> .....	62
2.6.4	Rod <i>Melittobia</i> .....	63
2.6.5	Rod <i>Sapyga</i> .....	63
PRAKTICKÁ ČÁST .....		65
3.1	Hnízdění v prázdných ulitách plžů.....	65



3.2 Sestavení fylogeneze hnízdního chování u samotářských včel hnízdících v plžích ulitách .....	71
DISKUSE .....	82
ZÁVĚR .....	85
LITERATURA.....	86

## ÚVOD A CÍLE PRÁCE

Samotářské včely žijí po celý život bez kontaktů s ostatními jedinci svého druhu, samozřejmě kromě páření. Jsou účinnějšími opylovači než známá *Apis mellifera* Linné, 1758, hlavně z toho důvodu, že sbírají pyl na více druzích rostlin. V 85 % při tvorbě pylového bochníku, včela sbírá pyl na více než 30 rostlinách (Müller 1994, Müller *et al.* 1997), tato rozmanitost je zodpovědná za pokles mnoha druhů v posledních několika desetiletích. Na rozdíl od eusociálních druhů mají sníženou hranici tolerance pro okolní podmínky jako je teplota, rychlost větru a počet denních hodin, což znamená, že se pro jejich ochranu musí uplatňovat jiná škála technik. Obrovskou hrozbou jsou jim také pesticidy, paraziti, patogeny, změny klimatu a ztráta biotopů, pokud je budeme před těmito hrozbami chránit,lepší to jejich přínos pro zemědělství a ekologii krajiny. Zničení habitatů a moderní zemědělské postupy vedly k výraznému poklesu rozmanitosti druhů a množství květin v mnoha oblastech světa (Müller 2006). Pokud počet druhů hostitelských rostlin klesne pod určitou prahovou hodnotu v rámci rozsahu letu samice (150–600 metrů) od jejího hnízda (Gathmann & Tscharrntke 2002), mohou čelit riziku lokálního vyhynutí (Larsen *et al.* 2005). Problémem je, že pravidla pro ochranu včel jsou stejná pro všechny včely, což má negativní důsledek na populaci včel samotářek. Tato studie by měla přispět k ochraně a zlepšení životních podmínek samotářských včel.

Hnízdící strategie samotářských včel je velmi variabilní. Cílem mé diplomové práce bylo blíže popsat zajímavou hnízdící strategii, kdy samice staví plodové buňky do prázdných plžích ulit. V Evropě se tato strategie vyskytuje přibližně u 36 druhů včel (Müller 2016b), většina z nich patří do rodu *Osmia* (Tricarico & Gherardi 2006, Verecken & Goff 2012), dále do rodů *Hoptilis*, *Hoplosmia*, *Protosmia* a *Rhodanthidium* (Müller 2016b). U čeledi Megachilidae se hnízdění v ulitách vyvinulo několikrát nezávisle na sobě (O'Toole and Raw 1991, Müller 1994). Tyto druhy jsou si v mnohém podobné, avšak i variabilní. Mým úkolem bylo vytvořit vyčerpávající rešerši o hnízdní biologii evropských včel hnízdících v prázdných ulitách.

Na základě informací z literární rešerše jsem vytvořila tabulku popisující hnízdní znaky u 27 druhů samotářských včel hnízdících v prázdných plžích ulitách. Do studie nebylo zahrnuto dalších 9 druhů, o jejichž hnízdní biologii nejsou téměř žádné informace. Na základě stavů znaků uvedených v tabulkách a polarizací některých z nich jsme sestavili fylogenetický strom, který by měl znázorňovat shody, podobnosti a rozdíly v hnízdní biologii studovaných druhů. Pomocí manuálního přeformátování hnízdních znaků do Fasta formátu jsem zkontruovala maximálně věrohodný fylogenetický strom v programu IqTree (Nguyen *et al.* 2014) s modelem MK (pravděpodobnost změny je rovná pro všechny znaky). Strom byl vizuálně zpracován programem FigTree. Nakonec na základě ucelených informací jsem porovnála dané druhy z hlediska základních hnízdních znaků.

# LITERÁRNÍ PŘEHLED

## 2.1 Včely

Systém: Včely (Apiformes nebo Anthophila) patří do kmene členovců (Arthropoda), nadtřídy šestinozí (Hexapoda), třídy hmyzu (Insecta), řádu blanokřídlých (Hymenoptera) a podřádu štíhlopasí (Apocrita) (Rosypal 2003). Tuto skupinu dále dělíme do sedmi čeledí: pilorožkovití (Melittidae), čalounicovití (Megachilidae), včelovití (Apidae), pískorypkovití (Andrenidae), hedvábnicovití (Colletidae), ploskočelkovití (Halictidae) a Stenotritidae. V Evropě není zastoupena pouze nepočetná čeleď Stenotritidae (Michener 2007). Počet druhů včel se stále zvyšuje, v současnosti překročil hranici 16 500, řadíme je do 430 rodů (Michener 2007). V České republice a na Slovensku bylo nalezeno přibližně 680 druhů včel (Straka *et al.* 2007).

Zdroje pylu: Včely se živí pylem a nektarem ve fázi larvy i dospělce (Dvořák & Straka 2007). Včela při sběru pylu kusadly uvolní pyl z prašníků a ten se nanáší na péřité chlupy, odkud je nejčastěji za letu sčesáván předními nebo současně oběma předními páry nohou do speciálních sběračků. Podle umístění těchto sběracích kartáčů rozlišujeme včely na nohosběrné a břichosběrné. Upravené ústní ústrojí v sosák slouží k nasátí nektaru. Nasátý nektar se hromadí ve voleti, což je rozšířený konec jícnu umístěný v zadečku. Většina včel smíchá pyl a nektar, aby byl konečný balík soudržnější a až poté ho dopraví do hnízda, jiné přenášejí pyl suchý, aby jim nezatěžoval sběrací aparát. Existují i případy, kdy pyl smíchají s rostlinnými oleji (Macek *et al.* 2010).

Hnízdní chování: Včely hnízdí na nejrozmanitějším podkladu v zemi nebo v dutinách. Nejčastěji hnízdí v zemi. Podzemní hnízdo je zpravidla tunel pod zemí, který je ukončen zvětšenou plodovou komůrkou nebo buňkou, v které včela nashromáždí hromadu pylu a nektaru (Cane 1991). Kvůli zpevnění a zabránění prosakování nektaru, včela vnitřní stěny potře sekretem Dufourový žlázy, který také brání infekcím z okolního prostředí a díky stálé vlhkosti zabraňuje vysychání nektaru.

Druhým typem jsou hnízda v dutinách – v zemi nebo ve dřevě, v opuštěných chodbách a hnízdech různého hmyzu, v prázdných ulitách plžů, ve skalních štěrbinách, převisech, měkké dřeni stonku nebo opadávající omítce (Macek *et al.* 2010). V případě, že stavba hnízda je energeticky náročná, včela přednostně obsazuje již existující dutiny, například včely hnízdící ve dřevě, avšak pokud stavba hnízda je energeticky nízká, včely naopak častěji zakládají nová hnízda, například včely hnízdící ve stoncích (Michener 2007). Stavebním materiálem pro stavbu nových plodových komůrek je nejčastěji rozmělněná hlína s nektarem nebo vodou, dále využívají části listů rostlin, květní plátky, trichomy z listů, rostlinné oleje a specifické produkty Dufouroy žlázy (Straka *et al.* 2007). Druhy hnízdící v dutinách mají v hnízdní dutině jednu nebo více komůrek, které jsou zpravidla uloženy na jejím konci. Podrobný popis hnízd v dutinách je uveden níže. Zásobení plodových komůrek je definitivní. Výjimkou jsou pokročilé sociální druhy, kde se dělnice průběžně starají o potomstvo a několik málo samotářsky žijících druhů, které čistí hnízda, chrání je před parazitoidy nebo dokonce přikrmují larvy (Macek *et al.* 2010, Mikát 2014).

Biotop: Vyskytují se ve všech zeměpisných šířkách, kromě oblastí s věčně zmrzlou půdou. Podmanily si suchozemské prostředí a pyl většiny kvetoucích rostlin (Proctor *et al.* 1996). Naše druhy jsou obvykle teplomilné a řada jich je rozšířena v panonských stepích (Straka *et al.* 2007).

Paraziti: Charakteristický znak v chování některých včel je hnízdní kleptoparazitismus a sociální parazitismus. Hnízdní kleptoparaziti nebo též kukaččí včely kladou svá vajíčka do hotových plodových komůrek hostitele, kde jejich larvy odstraní hostitelské vajíčko nebo larvu a živí se na její pylové zásobě. Nepotřebují tedy pylosběrný aparát a nebudují si vlastní hnízda, z toho důvodu často ztrácejí ochlupení a vypadají více jako vosy nebo kutilky (Macek *et al.* 2010). Sociální parazitismus je stav, kdy jedinec využívá zdrojů poskytovaných příslušníky jiného či stejného druhu a sám přitom neposkytuje ostatním členům příslušné populace adekvátní náhradu. Sociální parazitismus se vyskytuje prakticky u všech skupin se sociálním chováním a vznikl pravděpodobně mezi

blízce příbuznými druhy, neboť tam je nejmenší riziko rozpoznání parazita hostitelem (Macek *et al.* 2010).

Doba letu: Včely jsou většinou monovoltinní a přezimují ve stádiu předkukly, avšak druhy vylétující brzy z jara přezimují jako dospělci (Macek *et al.* 2010).

## 2.2 Samotářské včely

Samotářské včely žijí po celý život bez kontaktů s ostatními jedinci svého druhu, samozřejmě kromě páření. Samice si staví hnízdo nebo hnízdí v již existujících dutinách, jako jsou suché stonky, různě upravené dutiny, shluky komůrek z různého materiálu přilepených na stěnu či list, vyhloubené podzemní nory a složitě uspořádané chodby a buňky (Michener 1974). Jsou účinnějšími opylovači než známá *Apis mellifera*, hlavně z toho důvodu, že sbírají pyl na více druzích rostlin. Na rozdíl od eusociálních druhů mají sníženou hranici tolerance pro okolní podmínky jako je teplota, rychlost větru a počet denních hodin, což znamená, že se pro jejich ochranu musí uplatňovat jiná škála technik. Obrovskou hrozbou jsou jim také pesticidy, paraziti, patogeny, změny klimatu a ztráta biotopů, pokud je budeme před těmito hrozbami chránit, zlepší to jejich přínos pro zemědělství a ekologii krajiny. Problémem je, že pravidla pro ochranu včel jsou stejná pro všechny včely, což má negativní důsledek na populaci včel samotářek. V této době se již vedou mnohé studie zabývající se ochranou a zlepšením životních podmínek samotářských včel. Velkou hodnotu mají volně žijící včely v neupravené krajině, kde opylují divoké rostliny a zvyšují biodiverzitu (Laursen 2015).

U samotářských včel nenajdeme rozdělení do včelích kast, pouze dokonalé pohlavní formy – samce a samice (Půžová (s. a.)). Většina včel staví více hnízd za sezónu (Westrich 1989). V hnízdě vytvářejí plodové komůrky, které jsou zpravidla stejně velké jako je velikost dospělého jedince daného druhu (Michener 1974), poté zásobují komůrku pylem, nektarem a různými jinými květinovými zdroji (Eickwort & Ginsberg 1980, Wcislo & Cane 1996). V 85 % při tvorbě pylového bochníku, včela sbírá pyl na více než 30 rostlinách (Müller 1994, Müller

*et al.* 1997), tato rozmanitost je zodpovědná za pokles mnoha druhů v posledních několika desetiletích. Po úplném zásobení a vykladení vajíčka na pylovou masu, samice uzavře plodovou komůrku uzávěrem (Wcislo & Cane 1996). Obecně platí, že hmotnost zásob je dvojnásobně až trojnásobně větší než hmotnost dospělé (Neff 2008). V dokončeném hnízdě může být až deset plodových buněk.

Během svého života samice postaví 10 - 30 hnízd a většinou uhyne dřív, než se z plodu vylíhne dospělá včela (Půžová (s. a.)). Včely mohou přezimovat jako dospělci nebo ve stádiu předkukly. Pokud vyletují brzy z jara, přezimují jako dospělci, avšak pokud vyletují v polovině jara či až v létě, přezimují ve stádiu předkukly (Macek *et al.* 2010). Téměř u všech včel je typická proterandrie. Velkou část svého života tráví v hnízdech jako nedospělá stádia (Michener 1974). Samotářské včely jsou často hostiteli kleptoparazitických včel a hmyzu z řádů blanokřídlých (Hymenoptera), dvoukřídlých (Diptera) a řasnokřídlých (Strepsiptera). Parazitují různými způsoby jako je parazitoidismus, sociální parazitismus a kleptoparazitismus (Wcislo 1987, Wcislo & Cane 1996).

Zničení habitatů a moderní zemědělské postupy vedly k výraznému poklesu rozmanitosti druhů a množství květin v mnoha oblastech světa (Müller 2006). Pokud počet druhů hostitelských rostlin klesne pod určitou prahovou hodnotu v rámci rozsahu letu samice (150–600 metrů) od jejího hnízda (Gathmann & Tscharrntke 2002), mohou čelit riziku lokálního vyhynutí. Tento fakt potvrzuje i zjištění, že více vymírají včely s větší průměrnou hmotností těla, které potřebují pyl z většího množství druhů rostlin (Larsen *et al.* 2005).

### **2.3 Druhy hnízdící v dutinách**

Hnízdění v dutinách je jednou ze dvou základních typů hnízdní strategie u samotářských včel, převažuje u skupin Megachilidae, Apidae a Hylaeinae (Colletidae) (Cane 1991). Včely samotářky obsazují širokou škálu dutin v rostlinách i ve skalách. Výhodou je, že osídlují skleněné trubičky či tyčinky, což usnadňuje jejich studium (Torchio 1984), plodové buňky staví zpravidla lineárně za sebou.

Někteří zástupci rodů *Osmia* a *Ashmeadiella* hnízdí ve skalních štěrbinách a staví v nich jednobuňková hnízda (Stephen *et al.* 1969). Druhy čeledi Megachilidae a rod *Ceratina* stavějí několik plodových komůrek, které jsou odděleny přepážkou a na konec série buněk umístí uzávěr (Raw 1972). Druhy z čeledi Megachilidae staví nejčastěji hnízda do již existujících dutin ve dřevě a pouze vzácně si hloubí své vlastní díry do dřeva, stonků, půdy atd. Na stavbu svých buněk používají nejčastěji materiály rostlinného původu, nejčastěji listy a okvětní lístky (Frolich & Parker 1983). Čeleď Colletidae hnízdí v různých substrátech, Xeromelissinae v dutých stoncích a dírách brouků, Hylaeinae ve stéblech, opuštěných hnízdech jiného hmyzu, již vytvořených škvírách a vulkanických skalách, *Callomelitta perpicta* Cockerell, 1910 si staví hnízda v trouchnivém dřevě (Almeida 2008). Zajímavé jsou některé druhy rodu *Osmia*, které jsou specializované pouze na hnízdění v ulitách zemních plžů (Stephen *et al.* 1969) a druhy rodu *Xylocopa* hnízdící v internodiích bambusů (Maeta *et al.* 1985).

Dosud zmíněné struktury hnízd obsahovaly cizí materiály na výstavbu svých buněk a buňky byly stavěny především lineárně za sebou. Hnízdění v již hotových dutinách je odvozené od hnízdění v zemi, rozvinula se u něj navíc schopnost shromažďovat materiály a izolovat jimi buňky proti vlhkosti a vysychání jako alternativa k izolaci buněk pomocí sekretů ze žláz (Frolich & Parker 1983).

Odlišný přístup mají eusociální druhy (*Bombini*, *Meliponini*, *Apini*), které používají na stavbu hnízda pravý vosk, což je materiál sekretovaný z tělních žláz. Tento vosk někdy míchají s pryskyřicí nebo hlínou. Své buňky stavějí seriálně a starají se o několik plodových buněk najednou. Tyto voskové buňky staví ve vrstvách a tvoří pláсты (Stephen *et al.* 1969). Včely tribu Euglossini nevytváří pravý vosk, proto konstruují buňky z pryskyřice a kousků kůry (Michener 1964). Konstrukce hnízd je limitována širokou škálou faktorů, limitními prvky prostředí, ve kterém se jedinci vyskytují a samozřejmě také fyziologií samotné včely. Včela konstruuje hnízda s cílem zdárného vývoje svých potomků, do kterého vkládá



veškeré své investice. Samozřejmě řeší spoustu kompromisních situací, tzv. trade off.

Podle hnízdního chování poznáme evoluční stáří druhů: primitivnější druhy mají hnízda poměrně jednoduchá, umístěná v půdě nebo mrtvém dřevě, zatím co u mladších druhů se v průběhu evoluce objevilo začleňování cizího rostlinného materiálu (listy, květy, pryskyřice) nebo materiálu minerálního (štěrk, hlína) původu (Litman & Pamer 2011).

## **2.4 Charakteristika evropských druhů samotářských včel hnízdících v prázdných ulitách plžů**

U včel samotárek se vyvinula zajímavá hnízdící strategie, kdy umísťují svá hnízda do prázdných ulit suchozemských plžů. Plži byli často vysoce citliví na vysychání, i přes to jim adaptace snižující ztrátu vody dovolila žít i na vyprahlých a polosuchých místech (Arad *et al.* 1989). Tyto adaptace, například světlá barva skořápky, poskytují během léta jejím obyvatelům chladné mikroklima (Schmidt - Nielsen *et al.* 1971), navíc jim slouží jako úkryt v nepříznivém počasí, před dravci a jako místo páření. V Evropě se tato strategie vyskytuje přibližně u 36 druhů včel (Müller 2016b), většina z nich patří do rodu *Osmia* (Tricarico & Gherardi 2006, Vereecken & Goff 2012), dále do rodů *Hoptilis*, *Hoplosmia*, *Protosmia* a *Rhodanthidium* (Müller 2016b).

U čeledi Megachilidae se hnízdění v ulitách vyvinulo několikrát nezávisle na sobě (O'Toole and Raw 1991, Müller 1994). Tyto druhy jsou si v mnohém podobné, avšak i variabilní, hlavně v jejich hnízdním chování. Je zajímavé, že vůně, barva, textura a hmotnost na jejich výběr nemá vliv, reagují pouze na vnitřní a vnější tvar a velikost (Bellman 1981). Stavba a struktura hnízda je podobná jako u dutinových hnízd. Zpravidla stavějí lineární řady buněk. Do každé buňky umístí potravu pro larvy v podobě nektaru a pylu, poté samice pokládá svá vejce na pylový bochník (Vereecken *et al.* 2006). Buňky neboli plodové komůrky jsou od sebe odděleny přepážkami z různého materiálu (bláto, listí, pryskyřice) v závislosti na druhu. Tento přírodní materiál se používá i k tvorbě

uzávěru. (O'Toole & Raw 1991). Čalounicovité včely rozžvýkávají až v 84 % případů listovou buničinu, tu mohou smíchat s pískem, dřevem, rostlinnými vlákny a bahnem. Předpokládá se, že primární funkcí dělicích přepážek a hnízdního uzávěru je fyzické odehnání dravého a parazitujícího hmyzu, který by zničil jejich potomstvo (Cane *et al.* 2007). Schopnost a způsob uzavření a následné obcházení těchto obran se mění spolu se soupeřem (Cane *et al.* 2007). Důležitou vlastností je také izolace buněk od okolního prostředí, neboť zamezí infikování nedospělých stádií houbami a jinými patogeny (Cane 1981).

Studované druhy patří mezi břichosběrné včely, které v porovnání s nohosběrnými sbírají pyl méně efektivně, což je nutí létat mezi hnízdem a květy s větší frekvencí. Výhodou je, že kratší interval přiletů dává menší prostor parazitům nehlídaných hnízd, ale naproti tomu musí tyto včely navštívit až desetkrát více květů než jejich nohosběrné příbuzné. Proto jsou považovány za velmi výkonné opylovače (Macek *et al.* 2010). Zajímavým faktorem je počet zásobovacích cest nutných k zásobování jedné buňky. Některé druhy z čeledi Megachilidae mají až 40 zásobovacích cest (Frohlich & Packer 1983) a mohou letět až 2 km od hnízda (*Osmia sybarita* Smith, 1853) (Torné - Noguera *et al.* 2014).

Charakteristický znak starosti o potomstvo je polepování ulity malými kousky rostlinné hmoty, stavění příčných přepážek z rozžvýkaných listů, otáčení nebo válcování ulity (Bellman 1981) a schovávání ulity pomocí jehličí, větviček, drobných úlomků rostlin nasbíraných v okolí (Verecken & Le Goff 2012) nebo pod kámen, který ji chrání (*Osmia bicolor* nebo *Osmia aurulenta*). Jiné druhy mohou zahrabávat ulitu do písčného podkladu či trhlin v zemi (*Osmia sybarita*) (Müller 2016b).

V další druhové charakteristice se budu zabývat již konkrétními druhy a typickými aspekty jejich hnízdění.

#### **2.4.1 *Hoplitis fertoni* (Pérez, 1891)**

System: Tento druh patří do čeledi Megachilidae, rodu *Hoplitis* (Ducke 1900).

Zdroje pylu: Oligolektický druh, létá na *Echium* z čeledi Boraginaceae. Několik vzorků obsahovalo také malé množství pylu Fabaceae a jiných Boraginaceae (Le Goff 2003, Sedivy *et al.* 2013a).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných ulitách rodů *Eobania*, *Otala* a *Theba*. V ulitě staví 1–8 plodových komůrek. Buněčné přepážky a uzávěr jsou vyrobeny z bláta, do kterého jsou občas přimíchány malé oblázky. Ulitu během hnízdění neotáčejí ani nepřesouvají na jiné místo (Ferton 1908, Le Goff 2003, Sedivy *et al.* 2013b, Müller 2016a). Přezimuje ve stádiu předkukly.

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Kleptoparaziti *Stelis odontopyga* (Noskiewicz, 1926) a *S. phaeoptera* (Kirby 1802) a parazitoidi *Chrysura cuprea* (Rossi, 1790) a *C. trimaculata* (Förster, 1853) (Müller 2016a).

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě ve Španělsku a na Sicílii, dále v severní Africe v Alžírsku, Egyptě, Maroku a Tunisku, v jihozápadní Asii v Izraeli a Palestině (Sedivy *et al.* 2013b, Müller 2016a).

#### **2.4.2 *Hoplitis zandeni* (Teunissen & van Achterberg, 1992)**

System: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Hoptilis* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh, sbírá pyl na Fabaceae (*Astragalus hamosus*, *Lotus glinoides*, *L. lancerottensis*, *Ononis natrix*), Resedaceae (*Reseda lancerotae*), Frankeniaceae (*Frankenia laevis*), Boraginaceae (*Heliotropium erosum*), Cistaceae (*Helianthemum canariense*) a Plantaginaceae (*Kickxia sagittata*). Květy Asteraceae jsou využívány pouze pro příjem potravy dospělců - sání nektaru (Hohmann *et al.* 1993, Müller a Mauss 2016).



Obrázek 1: *H. zandeni* opouští své hnízdo

Zdroj: <https://blogs.ethz.ch/osmiini/palaeartic-species/hoplitis/microhoplitis/>

Hnízdní chování: Svá hnízda staví do prázdných plžích ulit druhu *Theba geminata* (Müller 2016b) (Obr. 1). Vybírají si ulity s průměrem 11 – 15 milimetrů, které jsou maximálně do jedné poloviny naplněny pískem, který poté nedokonale odstraňují. Ulitu během hnízdění neposkvřňují rostlinnou hmotou, používají ji na upevnění zbylých pískových zrn ke skořápce a ke konstrukci prahů, které ohraničují budoucí plodové buňky (Philipps & Klostermeyer 1978, Frohlich 1983, Müller 1994). V buňce staví 1 – 2 plodové komůrky, kvůli větší ochraně staví před uzávěrem několik prázdných komůrek. Hnízdní komůrky, přepážky a uzávěr uvnitř skořápky tvoří směs rozžvýkaných listů (např. *Helianthemum canariense*) a pískových zrn (Teunissen & van Achterberg 1992). Po spáření samice vyklade na práh vajíčko a oddělí plodové buňky přepážkou o šířce 0,75 mm - 1,25 mm nebo uzávěrem, který je po obvodu široký 2 - 4,5 mm a ve středu má tloušťku 1 - 2 mm. Uzávěr v ulitě není vidět, je umístěn za 1/3 až za 1 otáčkou, což je pravděpodobně z důvodu ochrany, jelikož po dokončení hnízda do ulity brzy nafouká písek, který vytvoří další ochrannou bariéru před parazity. Ulitu neskrývají pod kameny nebo mezi vegetaci, neotáčejí ji během ani po ukončení hnízdění, nezakopávají do země, ani neposkvřňují povrch ulity rostlinnou hmotou. Jedno hnízdo staví kolem 27 hodin (Müller & Mauss 2016).

Biotop: Pobřežní oblasti do nadmořské výšky 150 metrů, ojediněle do 400 m. n. m. Písečné půdy s rozptýlenými keři *Salsola divaricata* (Amaranthaceae), *Launaea arborescens* (Asteraceae) a *Zygophyllum fontanesii* (Zygophyllaceae).

*O. zandeni* má zvláštní adaptaci na větrné, spíše chladné a zamračené počasí, létá blízko nahřátého písečného podkladu a čas od času na něj usedá, tak si její tělo udržuje teplotu (Müller & Mauss 2016).

Paraziti: Parazitoid *Chrysis hohmanni* (Linsenmaier, 1993) (Müller & Mauss 2016).

Doba letu: Od začátku února do začátku května (Hohmann *et al.* 1993, Tkalcu 1993).

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se pouze v Evropě na dvou Kanárských ostrovech Fuerteventura a Lanzarote. Jedná se o endemický druh (Müller & Mauss 2016).

### **2.4.3 *Hoplosmia croatica* Friese, 1893**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Hoplosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Oligolektický druh s preferencí *Carduoideae* z čeledi Asteraceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách, v kterých staví pouze jedno hnízdo a ukřívají ho pod kameny. Hnízdicí architektura hnízda je stejná jako u *H. spinulosa*. Buněčné příčky a hnízdo jsou vyrobené z rozžvýkanných listů (*Scabiosa*) a povrch pláště není omítnut listovou buničinou (Müller 2016b).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: V Evropě byla zaznamenána v Bulharsku, Řecku, Chorvatsku, Itálii, Srbsku a Černé Hoře a Slovinsku. V jihozápadní Asii byla nalezena pouze v Turecku (Müller 2016b).

#### **2.4.4 *Hoplosmia fallax* Pérez, 1895**

Systém: *Hoplosmia fallax* patří do čeledi Megachilidae, rodu *Hoplosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylectický druh s preferencí pro Cistaceae, další zdroje pylu zahrnují Asteraceae a Brassicaceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách *Sphincterophila candidissima* (Draparnaud, 1801), v kterých staví 1 – 4 buňky (Moreno - Rueda *et al.* 2008).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: V Evropě pouze ve Španělsku a v severní Africe v Maroku (Müller 2016b).

#### **2.4.5 *Hoplosmia pinguis* Pérez, 1895**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Hoplosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Oligolektický druh s preferencí na *Cichorioideae* a *Asteroideae* z čeledi Asteraceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných malých až středně velkých plžích ulitách (*Hellix*), v kterých staví 1 – 4 plodové komůrky, nejčastěji dvě. Hnízdní architektura je stejná jako u *H. spinulosa* a *H. croatica*. Buněčná komůrka a přepážky jsou vyrobeny z rozžvýkaných listů. Povrch pláště není omítnut listovou buničinou (Ferton 1920, Mavromoustakis 1948).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: V Evropě ve Španělsku, v severní Africe v Alžírku, Maroku a Tunisku a jihozápadní Asii v Izraeli, Palestině, Jordánsku a Sýrii (Müller 2016b).

#### **2.4.6 *Hoplosmia spinulosa* (Kirby, 1802)**

Systém: *H. spinulosa* patří do čeledi Megachilidae, rodu *Hoplosmia* (Thomson 1872).

Zdroje pylu: Oligolektický druh. Samice sbírají pyl pro larvy výhradně z květů rostlin čeledi Asteraceae. Důležitým zdrojem pylu na začátku letového období jsou *Picris hieracioides* a *Centaurea jacea*, později v roce *Bupthalmum salicifolium*, v pozdním létě *Senecio eruciolius* a hlavním podzimním zdrojem je *Aster amellus*. Navštívené spektrum květů při získávání nektaru je velké a zahrnuje vedle různých druhů čeledi Asteraceae, které jsou zároveň zdrojem pylu pro larvy, také zástupce z jiných rostlinných čeledí jako například Ranunculaceae (*Ranunculus bulbosus*) nebo Scabiosaceae (*Knautia arvensis*). Potvrzuje se zde, že specializace všeobecně zůstává omezena na pylové zdroje, zatímco spektrum navštívených rostlin pro příjem nektaru je větší (Müller 1994, Amiet *et al.* 2004, Amiet & Krebs 2012).

Hnízdní chování: Samci celý život hledají samici připravenou k páření na 20 - 100 čtverečních metrech, uvnitř tohoto prostoru pozorují květy pylodárných a nektarodárných rostlin. Květy kontrolují za letu, přičemž před každým úbořem sníží svou rychlost letu. Pokud uvidí samici, ihned se na ni vrhají, ale jejich pokusy o kopulaci jsou málokdy úspěšné, protože se samice páří jen jednou, a to hned poté, co se vylíhnou ze svých plodových buněk. Po oplození samice zakládá hnízdo v prázdných ulitách plžů *Frucicola fruticum* (Müller, 1774), *Zebrina detrita* (Müller, 1774), *Helicella itala* (Linnaeus, 1758) a *Xerolenta obvia* (Menke, 1828). Po nalezení vhodné ulity, samice nejdříve vytvoří rostlinnou hmotu, kterou používá ke stavbě plodových buněk, přepážek i uzávěru a tvoří ji tak, že horními

čelistmi rozžvýká okraje listů *Sanguisorba minor* a *Potentilla reptans* a pomocí kusadel jsou tyto kousky listů dále rozžvýkány a transportovány ve formě malých kulatých hrudek k hnízdu (Banaszak & Romasenko 2001, Falk & Lewington 2015). Touto maltou nejdříve vymezi velikost jednotlivých plodových buněk a později i celého hnízda. V každém hnízdě zakládá jednu až tři plodové buňky, nejčastěji však dvě. Následně samice začne s obstaráváním první buňky pylem a nektarem. Po návratu ze sběrného letu umísťuje hlavou dopředu do líhně nejprve nektar, poté se otočí a oklepe pyl z břichosběrných kartáčů. Po posledním zásobovacím letu položí samice jedno vajíčko na pylovou zásobu a plodovou komůrku uzavře přepážkou nebo uzávěrem. V jedné plodové buňce je vždy pouze jedno vajíčko, *H. spinulosa* v buňce projde celkovým vývojem od vajíčka přes larvu a kuklu až po dospělé. Podle použité stavební hmoty uzávěr mění svoji barvu, ze začátku je nápadně zelený, postupně se zbarvuje do špinavě hnědé barvy. Po dokončení uzavírací stěny vyleze včela na ulitu a postupuje hlavou pod hotové hnízdo a pomocí zadečkové podpory a nohou ulitu otočí tak, že ústí směřuje k zemi, což ji chrání před vlivy počasí. Otočení hotového hnízda znamená ukončení hnízdícího cyklu, avšak samice své hnízdo opravuje zhruba 29 dnů. Toto chování slouží k ochraně potomků (Falk & Lewington 2015). Z vajíček se po několika dnech vylíhnou larvy, které začnou konzumovat zásobu pylu a nektaru v hnízdních komůrkách. Po pár dnech je zásoba potravy úplně sežrána a larvy si ve svých buňkách vytvoří ochranný kokon. Nyní pro larvu začíná klidová fáze, v které přečkají chladné období, následující jaro vývin pokračuje. Larvy se zakuklí a po třech týdnech se vylíhne dospělec. Jako většina včel střední Evropy má jen jednu generaci za rok, ovšem ne všechny larvy se zakuklí už v prvním roce po přezimování, někteří dospělci se vylíhnou až po druhém přezimování. Během života postaví jedna samice 15 - 20 plodových buněk zhruba v 10 ulitách. Na stavbu dvoubuňkového hnízda potřebuje při optimálním počasí zhruba 31 hodin, což znamená asi 4,3 včelo - dní (Müller 1994, Amiet & Krebs 2012).

**Biotop:** Nezbytné jsou tři faktory, prázdné plži ulity jako místo hnízdění, Asteraceae jako zdroj pylu a teplé mikroklima. Nejdůležitějšími životními



prostory jsou dobře prosluněné, kamenné a mezerovitě porostlé svahy a ladem ležící plochy luk. Dále se vyskytují zvláště na stepích, méně často na lesostepích, lesních okrajích a ruderálních plochách od nížin až po subalpínský výškový stupeň (Scheuch & Willner 2016). Patří mezi xerotermofilní druhy (Macek *et al.* 2010). Samci a samice, které zatím nevytvářejí hnízdo, spí nebo přečkávají špatné počasí jednotlivě i v malých skupinách v prázdných ulitách plů (Amiet & Krebs 2012).

Paraziti: *H. spinulosa* má druhově specifické hnízdní parazity. Kleptoparazity *Stelis odontopyga* a *S. phaeoptera*, kteří se vyvinou v hostitelském hnízdě. Samice těchto kukaččích včel kladou svá vajíčka při krátkodobé nepřítomnosti majitelky hnízda do jedné ještě neuzavřené plodové buňky hnízda hostitele. Larva této kukaččí včely se vylíhne z vajíčka dříve než larva hostitele a následně vysaje hostitelské vajíčko nebo čerstvě vylíhlou larvu, poté začne požírat zásoby potravy.

Dalším parazitem nebo spíš parazitoidem je *Sphogostylum aethiops* (Fabricius, 1781), která za letu vrhá své vajíčko do ústí v ulitě a larva tohoto druhu na rozdíl od kukaččí včely *S. odontopyga* nežere zásobu potravy, ale larvu včely. Po vylíhnutí leze drobná larva do ještě neuzavřené buňky a čeká, dokud larva hostitele nespotřebuje zásobu potravy a poté se nechá společně s ní zabalit do kokonu. Poté, co oběť dopřede kokon, začne ji larva druhu *S. aethiops* vysávat. V ochraně cizího kokonu se larva zakuklí a v následujícím raném létě se vylíhne dospělec (Amiet & Krebs 2012, Müller 1994). V hnízdě *H. spinulosa* byly také zjištěny parazitující zlatěnky *Chrysura cuprea* a *C. trimaculata*, dále chalcidky *Melittobia acasta* (Walker, 1839) (Scheuch & Willner 2016).

Doba letu: Navzdory tomu, že tento druh je monovoltinní, má dlouhou dobu letu, samci se objevují o několik dní dříve než samice, na začátku června, a hynou už koncem července nebo začátkem srpna. Žijí tedy maximálně pět až šest týdnů, zatímco samice mohou být pozorovány ještě uprostřed září a dosahují maximální délky života deset až jedenáct týdnů (Edwards 2012). Jako většina střeoevropských včel je závislá na teplotě a vhodném počasí, je aktivní,

když svítí slunce a jsou vysoké teploty a přerušuje svou aktivitu klidovými pauzami za deště, zataženého a chladného počasí (Amiet & Krebs 2012).

Celosvětové rozšíření: Ze španělských pyrenejských předhůří (Gerona) přes Evropu, Malou Asii, Kavkaz a západní střední Asii, do středosibiřského Berglandu (Tomsk, Kemerowo, republika Altai), severně do jižního Walesu a střední Anglie, Skandinávie, do 60° s. š. v Norsku a Švédsku, v Rusku do Kirova a Permu, jižně do Sicílie a jižního Bulharska (Scheuch & Willner 2016). V naší republice se vyskytuje lokálně hojně v teplých oblastech (Macek *et al.* 2010).

#### **2.4.7 *Osmia andreoides* Spinola, 1808**

Systém: Tato včela patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Erythrosmia* (Schmiedeknecht 1885 - 1886).

Zdroje pylu: Některé zdroje uvádějí, že se jedná o polylektický druh, jelikož sbírají pyl na Lamiaceae (*Acinos*, *Ajuga*, *Stachys*, *Teucrium*), Fabaceae, Boraginaceae (hlavně *Echium*), Crassulaceae, Brassicaceae, Cistaceae, Antirrhineae a Campanulaceae (Westrich 1989, Müller 1996, Müller *et al.* 1997), avšak obecně platí, že si tento druh během jednoho sběracího letu vybírá pyl z 2 druhů (Westrich 1989). Amiet & Krebs (2012) uvádějí, že se jedná o čistě oligolektický druh s preferencí na malokvěté Lamiaceae.

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných ulitách střední velikosti, především rodů *Cepaea*, *Cernuella*, *Helicella* a *Xerolenta* a *Helix*. V ulitě si staví pouze jednu plodovou komůrku. Rostlinná malta vzniká rozžvýkáním listů, například z *Helianthemum* nebo *Potentilla*, používá se ke stavbě přepážek a uzávěru (Westrich 1989). Po dokončení zásob uzavřou plodovou komoru a prostor naplní malými oblázky, drobkami zeminy a malými rostlinnými částmi. Nakonec postaví vnitřní a vnější uzavírací stěnu, tyto dvě stěny jsou hned za sebou a schovají ulitu pod kameny (Ducke 1900, Benoist 1931).

Biotop: Vyskytuje se na okrajích lesů, stepích, lesostepích, písčinách a úhorech. Obývá také suchá, teplá, kamenitá místa, jižní svahy a suché trávníky. Vyskytuje

se od nížin až do subalpínského výškového stupně (Macek *et al.* 2010, Scheuch & Willner 2016).

Paraziti: Parazitoidi *Chrysis analis* (Spinola, 1808), *C. splendidula* (Rossi, 1790) a *Chrysura cuprea* (Macek *et al.* 2010, Scheuch & Willner 2016).

Doba letu: Macek *et al.* (2010) uvádějí, že se jedná o bivoltinní druh, což znamená, že během roku vytvoří dvě generace. Létá ve dvou obdobích od května do července a od srpna do září. Scheuch & Willner (2016) tvrdí, že *O. andreoides* létá v jedné generaci od května do srpna.

Celosvětové rozšíření: Jedná se o teplomilný druh, který má těžiště výskytu na jihu Evropy a ve střední Evropě má severní hranici rozšíření (Westrich 1989). Maidl (1922) uvádí místo výskytu i dnešní Lotyšsko, Polsko a severozápadní Rusko, avšak tyto informace jsou zřejmě mylné (Scheuch & Willner 2016). V České Republice ji nalezneme pouze na jižní Moravě na Pálavě, dle červeného seznamu se jedná o kriticky ohrožený druh (Farkač *et al.* 2005).

#### **2.4.8 *Osmia aurulenta* (Panzer, 1799)**

Systém: *O. aurulenta* patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Helicosmia* (Thomson 1872).

Zdroje pylu: Polylektický druh s mimořádnou afinitou k čeledi Fabaceae, dále navštěvuje květy rostlin Asteraceae, Boraginaceae, Cistaceae, Lamiaceae a Plantaginaceae (Macek *et al.* 2010, Scheuch & Willner 2016). Pyl z Fabaceae sbírají kývavými pohyby hlavy do speciálního vlnitého ochlupení obličejce, stejně jako *O. andreoides* a *O. caerulescens* (Linnaeus, 1758) (Amiet & Krebs 2012).

Hnízdní chování: Samci si vymezují teritorium pomocí pachové značky na rostliny, v pravidelných intervalech kontrolují oblast okolo ležící ulity, za účelem nalezení samice k páření (Amiet & Krebs 2012). Po spáření samice nalezne vhodnou prázdnou plíži ulitu, upřednostňuje středně velké (*Arianta arbustorum* (Linnaeus, 1758), *Cepaea vindobonensis* (Férussac, 1821), *Xerolenta obvia*) až velké (*Helix*

*pomatia* (Linnaeus, 1758)) ulity (Westrich 1989, Scheuch & Willner 2016). V malých ulitách často staví 1 - 4 plodové komůrky, avšak v ulitách velikosti *Helix pomatia* lze najít i 17 komůrek (Amiet & Krebs 2012, Falk & Lewington 2015). V ulitách s větším průměrem jsou komůrky uloženy vedle sebe, v ulitách s malým průměrem jsou uloženy nad sebou. Plodové buňky jsou zhotoveny z rozžvýkaných listů rozdílných druhů rostlin například z *Fragaria vesca* nebo *Helianthemum nummularium* (Friese 1891, Maréchal 1926). Tato rostlinná hmota tvoří také prstenec, přepážky mezi jednotlivými komůrkami a uzávěr. Prstenec je první postavená příčná přepážka, která je v dutině nejdále od ústí. Protikladem je uzávěr, který je postaven v ústí ulity. Obě tyto přepážky jsou široké zhruba 5 mm. Po dokončení prstence následuje stavba plodových buněk, které jsou uspořádány v závislosti na velikosti ulity. Ve větších ulitách jsou postaveny vedle sebe a v menších spirálovitě podlezávitů (Falk & Lewington 2015, Westrich 1989). První dvě komůrky jsou protáhlé a plodové zásoby v nich budou umístěné v zadní polovině, na ně následují kratší a vyšší komůrky, které budou mít plodové zásoby v horní polovině plodové komůrky. Tato vnitřní výstavba trvá asi jednu hodinu, poté začíná sběr pylu a nektaru (Bellman 1981). Po zásobení všech plodových komůrek dochází k vykladení vajíčka na potravinovou zásobu, vajíčko je uchyceno jedním pólem, po dokončení včela uzavře komůrku příčnou stěnou a z rostlinné malty vytvoří skvrny na ulitě. Čerstvé skvrny mají zelenou barvu a starší jsou žluté až hnědé. Díky tomu i po uzavření ulity lze poměrně přesně zjistit kolik plodových komůrek v ulitě nalezneme (Westrich 1989). Po dokončení všech plodových komůrek včela přistavuje jednu nebo více jalových komůrek bránících průniku parazitoidů nebo predátorů (Macek *et al.* 2010). V oblasti ústí je postaven výše zmiňovaný uzávěr. Ten vzniká tak, že se polepí okraj ústí rostlinnou maltou a vznikne tzv. anuloid, který se uzavírá směrem ke středu (Westrich 1989, Scheuch & Willner 2016). Tato akce trvá několik hodin. Zajímavé je časté nedokončení hnízd v ulitách *Helix pomatia*. Tato hnízda nemají uzávěr (Bellman 1981). Většina zdrojů uvádí, že *Osmia aurulenta* nikdy nepohybuje s plíží ulitou na rozdíl od *O. bicolor* a *O. rufohirta* (Bellman 1981, Westrich 1989,

Scheuch & Willner 2016), avšak jsou zmínky o nalezení ulity pod plochým kamenem, což svědčí o manipulaci (Amiet & Krebs 2012). Dospělci přezimují v kokonu podobně jako předchozí druh (Macek *et al.* 2010). Samci i samice se během nepříznivého počasí nebo v noci schovávají do plžích ulit, maximálně po sedmi, avšak často hromadně (Amiet & Krebs 2012).

Biotop: Suché výslunné stráně, stepi, lesostepi, železniční násypy a méně často písiky a úhory v teplých oblastech (Macek *et al.* 2010). Na vápenitých oblastech se vyskytují až do 2000 m. n. m. (Scheuch & Willner 2016).

Paraziti: *O. aurulenta* má tyto parazitoidy: zlatěnky *Chrysura dichroa* (Dahlbom, 1854), *C. trimaculata*, *C. cuprea* a *C. hirsuta* (Gerstaecker, 1869) (Macek *et al.* 2010), drvenku *Sapyga quinquepunctata* (Fabricius, 1781) a chalcidky rodu *Pteromalus*. Jediným zjištěným kleptoparazitem je kukaččí včela *Stelis punctulatissima* (Kirby, 1802) (Scheuch & Willner 2016).

Doba letu: Doba letu se u samců a samic liší. Samci se objevují již začátkem dubna a vyhledávají prázdné ulity pro hnízdění samic. Samice vyletují zhruba v polovině dubna a do konce května začínají budovat své hnízdo. Doba letu pro samce i samice končí v polovině července, ojediněle v polovině srpna (Bellman 1981). Některé zdroje uvádějí, že tyto včely jsou monovoltinní, tudíž mají potomstvo pouze jednou do roka (Macek *et al.* 2010), jiné uvádějí, že se od poloviny léta mohou objevovat v druhé generaci (Scheuch & Willner 2016).

Celosvětové rozšíření: Z Portugalska přes Evropu a Malou Asii na Kavkaz, severně do Irska a jižního Skotska, do 59°s.š. v Norsku a 58°s.š. ve Švédsku a v Rusku do Udmurtska, jižně do Sicílie, Řecka a Libanonu. Byl zaznamenán nález v Rusku ve městě Kurgan a *O. aurulenta* byla zapsána do ruského červeného seznamu druhů (Prisyazhnyuk 2008), vzhledem ke vzdálenosti ostatních nalezišť, předpokládáme, že je toto naleziště mylné (Scheuch & Willner 2016). V České republice se vyskytují lokálně především v nižších polohách, najdeme ji mnohem hojněji v teplých oblastech, ale obývá téměř celé území republiky a místy není vzácná (Macek *et al.* 2010).

#### 2.4.9 *Osmia balearica* Schmiedeknecht, 1886

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Helicosmia* (Tkalcu 1975)

Zdroje pylu: Pravděpodobně oligolektický druh, sbírá pyl na Fabaceae (*Lotus creticus*) (Haeseler 2008).

Hnízdní chování: Hnízdí ve vykopaných tunelech (3 - 5 cm hluboké) ve volné písčité půdě a v prázdných plžích ulitách (Müller 2016b). Na konci vykopaného tunelu staví pouze jednu buňku nebo několik buněk vedle sebe. Tyto nory jsou často v blízkosti mrtvých rostlin, jelikož jejich kořeny pomáhají k připojení buněk. Tyto plodové buňky jsou vyrobeny z rozžvýkaných listů (*Lotus*, *Medicago*, *Convolvulus*, *Cistus*, *Ononis*) (Haeseler 2008). Haeseler (2005) uvádí, že informace o hnízdění v prázdných plžích ulitách jsou chybné.

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: *O. balearica* se vyskytuje pouze v Evropě ve Španělsku a na španělských ostrovech Baleárech (Haeseler 2005). Na těchto ostrovech patří mezi kriticky ohrožené druhy, kvůli lidskému narušení (Haeseler 1989). Zprávy o výskytu v severní Africe a jihozápadní Asii jsou mylné (Müller 2016b).

#### 2.4.10 *Osmia bicolor* (Schrank, 1781)

Systém: *O. bicolor* patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Neosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Zřetelně polylektický druh, který navštěvuje nejméně 13 rostlinných čeledí: Apiaceae, Asparagaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Cistaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Salicaceae,

Saxifragaceae a Violaceae (Müller 1991, Amiet *et al.* 2004, Scheuch & Willner 2016).

Hnízdní chování: Samci koncem dubna pravidelně kontrolují jejich biotop a za vhodných podmínek se spáří se samicí, kterou následně opustí, samice vyhledá ulitu a začne stavět nové hnízdo (Westrich 1989). *O. bicolor* při hledání vhodné ulity letí nízko nad zemí (5 - 20 cm) a po nalezení přistává na vybraném objektu, zkontroluje vnitřek a v případě ústí směřujícího vzhůru otočí ulitu tak, aby směřovala ústím šikmo k podkladu. *Osmia bicolor* hnízdí ve středně velkých prázdných ulitách plžů: *Cepaea nemoralis* (Linnaeus, 1758), *C. hortensis* (Müller, 1774), *C. vindobonensis*, *Arianta arbustorum*, *Fruticula fruticum* a příležitostně v ulitě *Helix pomatia* (Falk & Lewington 2015, Scheuch & Willner 2016). Po natočení a srovnání ulity následuje příprava rostlinné malty, tedy směsi rozžvýkaných listů a slin. Z rostlinné malty vytvoří nepravidelný balík o průměru 1 - 3 mm, který kusadly posouvá na nejvyšší bod ulity a tam ho rozděluje kývavými pohyby hlavy (Bellman 1981). V tomto momentu dochází k potřísnění povrchu ulity rostlinnou kaší. Rozžvýkané listy pochází z různých druhů rostlin: *Potentilla verna*, *Potentilla reptans*, *Sanguisorba minor*, *Rosa canina*, *Polygonum convolvulus* a další. Tato činnost trvá okolo 0,5 hodiny, po ní následuje 4 - 6 hodinový sběr pylu a nektaru, kdy shromažďuje veškeré zásoby pro svůj plod (Westrich 1989). Jeden sběr nektaru trvá 5 - 10 minut a probíhá spíše v kratších intervalech, počet sběrů je různý. Z pylu a nektaru vytvoří pylový chléb, na který později vyklade vajíčko. Pylový chléb začíná v dutině o průměru 2,5 - 5 mm a končí v dutině o průměru 10 - 20 mm. Před vykladením vajíčka včela zhotovuje další listovou kaši a umísťuje ji na píštěl. Využije ji ke stavbě plodových komůrek, příčných přepážek, uzávěru hnízda a také k polepování ulity zvenku (Bellman 1981). Nyní podle počtu plodových komůrek naklade vajíčka. Tento druh umísťuje do ulity většinou jen jednu plodovou komůrku, zřídka dvě a maximálně pět. V těchto speciálních případech odděluje plodové buňky pouze jedna příčná stěna. Pro úplné oddělení od vnějšího prostředí a ochranu potomstva kupí malé kamínky, kousky dřeva nebo substrátu, které obstarají v okolním prostředí

(obvykle 0,5 – 1 m od ulity) před poslední příčnou přepážku. Někdy staví více stěn, či prázdné plodové komůrky. Nakonec staví uzávěr, který je tlustý až 2 cm. Během stavby hnízda provádí kontrolní hlídky (Westrich 1989, Macek *et al.* 2010). Po uzavření hnízda otočí samice ulitu tak, aby přiléhala ústím k podkladu. K docílení otočení, ulitu podhrabává. Vyhrabanou zeminu odnáší v letu pryč, obvykle ji pouští ve vzdálenosti 5 - 10 cm od hnízda. Včela nakonec docílí pevného uchycení ulity a přikrývá ji stovkami travních stébel a jehličí nejčastěji o délce 2 - 10 cm, některé z nich jsou dokonce mnohem delší (až 20 cm), ale velmi tenké. Je zřejmé, že rozhodujícím parametrem při výběru je hmotnost. Včela vyhledá jehličí, kusadly ho popadne a pokyvováním hlavy ho tlačí směrem k zadečku mezi nohami asi 1 cm před jeho konec, poté s ním přiletí k hnízdu a pokládá ho tak, aby se špička dotýkala podkladu a zároveň kryla ulitu. Tímto způsobem nám vzniknou hromady o velikosti pěsti, pod kterými je ulita zcela skryta (Westrich 1989, Falk & Lewington 2015). Tento úkryt včela tvoří několik hodin, někdy i celý den (Benoist 1931). Je běžné, že se včely následující den vrátí a provádí kontrolu (Bellman 1981), pokud je hnízdo uměle odkryto, znovu ho zakrývá (Amiet & Krebs 2012). Jsou monovoltinní a během sezóny staví několik hnízd (Jacob - Remacle 1990). V nepříznivých podmínkách odpočívají v prázdných plžích ulitách jednotlivě nebo po malých skupinkách (Amiet & Krebs 2012).

**Biotop:** Nejčastěji se vyskytují na xerothermofilních stanovištích jako jsou skalní stepi, lesní okraje, křovinné stepi, lesostepi a úhory. Od nížinných až po subalpské výškové stupně (Scheuch & Willner 2016). V České republice obývá především teplé vápencové oblasti jako je okolí Prahy, Český Kras a jižní Morava (od Brna na jih), lokálně se vyskytuje i jinde, především na lokalitách bazického podkladu (P. Bogusch, osobní sdělení, Macek *et al.* 2010). Patří mezi druhy s významnými bioindikačními vlastnostmi.

**Paraziti:** Parazitoidi *Chrysura cuprea* a *C. trimaculata* (Macek *et al.* 2010), *Sapyga clavicornis* (Linnaeus, 1758) (Scheuch & Willner 2016).



Doba letu: Samci vyletují v podmínkách střední Evropy od 3. března a létají zhruba do 9. června a samice od 4. dubna do 9. července, nicméně ve velmi proměnlivém a chladném počasí mohou létat až do poloviny července. Ve Švýcarsku létají od března do srpna. Na konci sezóny přezimují jako dospělci v zámotku, který si utká larva (Amiet *et al.* 2004, Scheuch & Willner 2016).

Celosvětové rozšíření: *O. bicolor* se vyskytuje od Portugalska přes Evropu, jižní Rusko a Kavkaz do Irkutsku, severně do Walsu, střední Anglie, 60° s. š. Norska, Švédska a Finska (pouze jeden důkaz v Helsinkách), jižně od Umbrie a do Bulharska (Scheuch & Willner 2016). Smith (1879) popsal v Irkutsku druh *Osmia rufitarsis*, tento holotyp byl později uznán jako *O. bicolor* (Tkalců 1995). Zprávy o výskytu v Číně byly nepravdivé. Tento druh patří mezi velmi lokální, ale na místech svého výskytu patří mezi hojné jarní samotářské včely. V České republice je dle červeného seznamu řazen do ohrožených druhů (Farkač *et al.* 2005).

#### **2.4.11 *Osmia bicornis* (Linnaeus, 1758)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Osmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh, pylové analýzy obsahovaly rostliny z 19 různých čeledí. Vybírají si rostliny, které obsahují jen velmi málo nektaru *Ranunculus* (Ranunculaceae), *Quercus* (Fabaceae), *Papaver* (Papaveraceae) nebo Cistaceae (Westrich 1989, Amiet *et al.* 2004, Haider *et al.* 2013).

Hnízdní chování: Hnízdí v již existujících dutinách nejrůznějších tvarů a velikostí, v chodbičkách v mrtvém dřevě, které vyvrtal hmyz, dále v dutých stoncích (*Arundo*, *Phragmites*), vydloubaných stoncích, opuštěných hnízdech žahadlových blanokřídlých (*Chalicodoma*), hmyzích norách (*Anthophora*, *Colletes*), trhlinách ve zdi, klíčových dírkách a prázdných plích ulitách (Brechtel 1986, Graeffe 1902, Popovici - Baznosanu 1909, Stoeckhert 1933, Mavromoustakis 1948, Tasei 1973, Olifir 1980, Bosch *et al.* 1993, Müller *et al.* 1997). Vzácně si mohou vyrobit hnízdo

z bahna, podobně jako *Chalicodoma*. Pokud staví hnízdo v prázdné plži ulitě, používají ke stavbě plodových buněk, přepážek a uzávěru také bahno. Bahno také používají na následnou opravu hnízda (Grandi 1961, Bonelli 1968, Raw 1972, Olifir 1980, Brechtel 1986, O'Toole and Raw 1991, Bosch *et al.* 1993, Banaszak & Romasenko 2001, Ivanov 2006, Le Goff 2006).

Biotop: Otevřené stanoviště, synantropní druh (Le Goff 2006).

Paraziti: *Monodontomerus obscurus* (Westwood, 1833), *Chaetodactylus osmiae* (Dufour, 1839), *Cacoxenus indagator* (Loew, 1858) a *Anthrax anthrax* (Kronic *et al.*, 2005).

Doba letu: Monovoltinní druh, létá od začátku dubna do půlky června (Radmacher & Strohm 2011).

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě v Rakousku, Albánii, Arménii, Belgii, Bulharsku, Bělorusku, Švýcarsku, České republice, Německu, Dánsku, Španělsku, Baleárech, Francii, Korsice, Finsku, Lichenštejnsku, Velké Británii, Řecku, Maďarsku, Chorvatsku, Itálii, Sardínii, Sicílii, Irsku, Lucembursku, Litvě, Makedonii, Norsku, Nizozemsku, Portugalsku, Polsku, Švédsku, Slovensku, Slovinsku a Ukrajině, dále v severní Asii v Rusku, Turkmenistánu, Kazachstánu a Kyrgystánu, jihozápadní Asii na Kypru, v Izraeli, Palestině, Iránu, Sýrii a Turecku (Müller 2016b). Jedná se o velmi rozšířený druh.

#### **2.4.12 *Osmia bischoffi* Atanasov, 1938**

System: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Allosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh, létá na Fabaceae, Cichorioideae, Convolvulaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Dipsacaceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách, v kterých staví plodové komůrky z rozžvýkaných listů. Tento materiál dále používá na vnější poskvrnění ulity a na stavbu uzávěru (Atanassov 1938).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: V Evropě se vyskytuje v Bulharsku, Řecku, Chorvatsku a Rumunsku, v jihozápadní Asii pouze v Turecku (Müller 2016b).

#### **2.4.13      *Osmia cinnabarina* Pérez, 1895**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Neosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh. Zdroje pylu zahrnují Fabaceae, Resedaceae (*Reseda lanzerotae*), Brassicaceae, Cistaceae a Asteraceae (Cichorioideae) (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách a dalších již existujících dutinách. V ulitě staví 1–3 plodové komůrky z rozžvýkaných listů. Uzávěr je široký 0,5 – 1 cm a je vytvořen směsí rozžvýkaných listů, malých oblázků, úlomků dalších plžích ulit, kousků okvětních lístků a stopek. Rozžvýkanou maltu používá i k poskvrnění ulity na jejím vnějším plášti (Müller 2016b).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v severní Africe v Alžírsku, na Kanárských ostrovech, Maroku a Tunisku, v jihozápadní Asii v Izraeli a Palestině (Peters 1975, Müller 2016b), v Evropě ve Španělsku (P. Bogusch, osobní sdělení).

#### **2.4.14      *Osmia clypearis* Wu, 1985**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Helicosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Müller & Trunz (2014) uvedli, že tento druh je pravděpodobně oligolektický. Sbírá pyl na Asteraceae (Carduoideae) (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Neznámé (Müller 2016b).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: *Osmia clypearis* se v Evropě objevuje v Bulharsku, Řecku, Korfu, Makedonii a Španělsku a na Kavkazu (Zanden 1996), v severní Asii v Kyrgizstánu, severovýchodní Číně a Tádžikistánu, v jihozápadní Asii v Izraeli a Palestině, Jordánsku, Sýrii a Turecku (Özbek 2013, Müller & Trunz 2014).

#### **2.4.15      *Osmia cornuta* (Latreille, 1805)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Osmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh, sbírá pyl ze 13 různých čeledí s preferencí na květy Rosaceae (Westrich 1989, Amiet *et al.* 2004, Haider *et al.* 2013).

Hnízdní chování: Hnízdí v již existujících dutinách, jako jsou chodbičky ve dřevě, duté stonky (*Phragmites*, *Bamboo*) a ve vyvrtaných stoncích, dále v zemských trhlínách, hmyzích norách v půdě (*Anthophora*), spárách mezi kameny a cihlami, v rozpadávajících se zídkách, pod opadanou omítkou, skleněných trubicích a prázdných plžích ulitách (*Zonites algirus* (Linnaeus, 1758)). Buněčné komůrky, příčky a uzávěr jsou vyrobeny z jílu nebo hlíny (Brechtel 1986, Graeffe 1902, Popovici - Baznosanu 1909, Stoeckhert 1933, Mavromoustakis 1948, Tasei 1973, Olifir 1980, Bosch *et al.* 1993, Müller *et al.* 1997). Uzávěr je dvojitý. Dospělci přezimují v kokonu (Macek *et al.* 2010).

Biotop: Rozmanité otevřené biotopy, často synantropní. V České republice jen v teplých oblastech, hlavně na jižní Moravě (Macek *et al.* 2010).

Paraziti: Má pouze dva parazity *Cacoxenus* ssp. a roztoče *Chaetodactylus osmiae*.

Doba letu: Od března do května/června (Bosch & Blas 1994).

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě v Rakousku, Arménii, Belgii, Bulharsku, Švýcarsku, České republice, Německu, Dánsku, Španělsku, Baleárech, Francii, Korsice, Lichtenštejnsku, Gruzii, Řecku, Krétě, Maďarsku, Itálii, Sardínii, Sicílii, Lucembursku, Makedonii, Nizozemsku, Portugalsku, Polsku, Rumunsku, Rusku, Slovensku, Slovinsku a na Ukrajině. Dále v severní Africe v Egyptě, Alžírsku a Tunisku, severní Asii v Turmekistánu a Turkestánu, v jihozápadní Asii v Kypru, Iránu, Sýrii a Turecku (Müller 2016b).

#### **2.4.16 *Osmia ferruginea* Latreille, 1811**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Pyrosmia* (Friese 1911).

Zdroje pylu: Polylektický druh s preferencí pro Fabaceae, mezi další zdroje patří pyl Boraginaceae (*Echiochilon*, *Echium*), Resedaceae (Reseda), Lamiaceae, Antirrhineae, Brassicaceae a Cistaceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plích ulitách (*Bulimus*, *Cerithium*, *Ceruella*, *Cochlicella*, *Eobania*, *Helicella*, *Helix*, *Otala*, *Rumina*, *Sphincterophila*, *Theba*, *Trochochlea*) a dalších již existujících dutinách (duté stonky *Phragmites*). V ulitě staví až 10 plodových komůrek z rostlinné malty (Haeseler 1997). Rostlinná malta se skládá z rozžvýkaných listů (*Convolvulus*, *Lavatera* atd.), občas jsou přimíchány malé kamínky nebo jiné částice rostlin. Tato malta se používá i k výrobě uzávěru. Uzávěr je třívrstvý, skládá se ze dvou přepážek a volného prostoru mezi nimi. Tento volný prostor je vyplněn malými oblázky, drobků zemin a semen. Po uzavření ulita není přesunuta, ani pokryta buničinou (Ferton 1905, Saunders 1908, Alfken 1914, Benoist 1931, Mavromoustakis 1952, Grandi 1961, Haeseler 1997, Moreno - Rueda *et al.* 2008).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Od začátku dubna do června (Haeseler 1982).

Celosvětové rozšíření: V Evropě se vyskytuje ve Španělsku, Francii, na Korsice, Sardínii, Sicílii, Maltě, v Portugalsku a Řecku, v severní Africe se vyskytuje v Alžírsku, Egyptě, Libyi, Maroku a Tunisku, v jihozápadní Asii se vyskytuje v Izraeli, Palestině, Jordánsku a v Sýrii. Má dva poddruhy ssp. *ferruginea* (Latreille 1811) a *igneopurpurea* (Costa 1882) (Balzan *et al.* 2016, Kuhlmann *et al.* 2017).

#### **2.4.17      *Osmia jason* Benoist, 1929**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Neosmia* (Tkalcu 1977).

Zdroje pylu: Polylektický druh, létá na čeledi Fabaceae, Cisteaceae, Asteraceae (Cichorioideae), Lamiaceae (Lamioideae (*Salvia fruticosa*) a Nepetoideae) a Zygophyllaceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných ulitách plžů (*Helix*), v kterých staví dvě plodové buňky. Plodové buňky, přepážky a uzávěry jsou vyrobeny z rozžvýkaných listů (např. *Crataegus*). Nejuzdálenější buňka (od pištěle) je uzavřena čtyřdílným dlouhým uzávěrem, z nich každý oddíl je omezen přepážkou. První oddíl je prázdný, druhý je naplněn písčitou zemí, třetí a čtvrtý je naplněn oblázky a drobků zemin. Povrch pláště je omítnutý listovou buničinou. Uzavřené hnízdo zakopává do země (Grozdanic 1971, Müller 2016b).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: *O. jason* je rozšířen v Evropě v Bulharsku, Řecku, Makedonii, Rumunsku, Srbsku a Černé Hoře, jihozápadní Asii v Izraeli a Palestině (Kuhlmann *et al.* 2017).

#### **2.4.18 *Osmia melanogaster* Spinola, 1808**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Helicosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Oligolectický druh, létá pouze na Asteraceae, speciálně na Carduoideae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách (*Helix*, *Zonites*), v ulitě staví několik plodových komůrek. Uzávěr je vytvořen z rozžvýkaných listů (*Malva*). *O. melanogaster* kromě ulit hnízdí i v dutých stoncích, mrtvém dřevě nebo v prasklinách skal (Ferton 1892, Banaszak & Romasenko 2001, Amiet *et al.* 2004).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě v Rakousku, Albánii, Bulharsku, České republice, Španělsku, Baleárech, Francii, Korsice, Řecku, Maďarsku, Chorvatsku, Itálii, Sicílii, Makedonii, Rusku, Slovensku, Slovinsku, Ukrajině, Srbsku a Černé Hoře. V severní Africe se vyskytují v Alžírku, Maroku, Tunisku, Libyi a Egyptě, v jihozápadní Asii na Kypru, Izraeli, Palestině, Iránu, Sýrii a Turecku (Medvedeva 1978, Müller 2016b, Kuhlmann *et al.* 2017).

#### **2.4.19 *Osmia melanura* Morawitz, 1871**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Allosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh, zaznamenán sběr na Fabaceae (*Lotus creticus*, *Medicago marina*, *Hedysareae*), Asteraceae, Boraginaceae (*Echium*), Caryophyllaceae, Brassicaceae, Cistaceae a Lamiaceae (Müller 1992).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách (*Theba*), v kterých staví jednu buňku. Ulita je uzavřena 2 - 3 mm uzávěrem, který je vytvořen z rozžvýkaných listů a odlomků ulit, zatímco přepážky jsou tvořeny pouze z rozžvýkaných listů. Povrch ulity není potřísněn zelenou buničinou. Po uzavření ulitu přesouvá na vzdálenost až 50 cm a poté ji zahrabe do písečné půdy (zhruba 1–2 cm hluboko) (Müller 1992).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě v Bulharsku, Řecku, Itálii, na Sicílii, v Makedonii, Ukrajině, Arménii, Kavkazu a v jihozápadní Asii v Turecku (Müller 2016b, Kuhlmann *et al.* 2017).

#### **2.4.20 *Osmia notata* (Fabricius, 1804)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Helicosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Oligolektický druh, létá na Asteraceae, speciálně na Carduoideae, Cichorioideae a Asteroideae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách a ve skalních štěrbinách zhruba 30 cm nad zemí. Ve skořápce staví až 18 plodových buněk, v kamenných štěrbinách pouze 2 plodové buňky. Plodové buňky, přepážky a uzávěr staví z rozžvýkaných listů. Pokud hnízdí ve skalní štěrbině, protáhne uzávěr podél její stěny, pokud hnízdí v ulitách, tak plodové buňky staví v užších částech lineárně a v širších částech vedle sebe. Povrch ulity není omítnutý rostlinným materiálem (Ferton 1914).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.



Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě ve Španělsku, Korsice, Itálii, Sardínii, Maltě a Portugalsku, dále v severní Africe v Alžírsku, Egyptě, Libyi, Maroku a Tunisku a jihozápadní Asii v Izraeli a Palestině (Müller 2016b, Kuhlmann *et al.* 2017).

#### 2.4.21 *Osmia rufohirta* Latreille, 1811



Obrázek 2: Poskvrněná ulita, v které hnízdí *O. rufohirta*

Zdroj: <http://www.naturbildarchiv-guenter.de/fotos/en/RG000586-osmia+rufohirta-foto.htm>

System: Tato samotářská včela patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Allosmia* (Tkalcu 1974, Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polyлектický druh. Shromažďuje pyl z Fabaceae, obzvláště *Hippocrepis somosa*, *Lotus corniculatus*, *Hippocrepis comosa*, *Onobrychis viciifolia*, *Trifolium*, dále Asteraceae Brassicaceae, Cistaceae, obzvláště *Helianthemum nummularium*, Campanulaceae, Boraginaceae (*Echium*),

Convolvulaceae a Lamiaceae (Westrich 1989, Amiet *et al.* 2004, Macek *et al.* 2010, Amiet & Krebs 2012).

Hnízdní chování: Hnízdí v ulitách plžů rodu *Helicella* a v jiných malých až středně velkých plžích ulitách (*Xerolenta*, *Zebrina*) (Scheuch & Willner 2016), především v prázdných ulitách *Xerolenta obvia* a *Xerophila candidans* (Grozdanic 1969), méně často v ulitách *Bulimus*, *Candidula*, *Helicopsis*, *Monacha*, *Pomatias*, *Theba*, *Xerophila* (Müller 2016b, Scheuch & Willner 2016). Samci při hledání povolných samic k páření kontrolují v okolí ležící plži ulity (Amiet & Krebs 2012). Po spáření samice nalezne vhodnou ulitu pro stavbu hnízda a přemístí ji na chráněné místo (pod dutý kámen, listí nebo do trsu trávy, ojediněle ji mělce zahrabe do volné půdy) (Westrich 1989, Amiet & Krebs 2012, Müller 2016b), aktivní zakrývání hnízda se tu však neobjevuje (Müller 1994). *O. rufohirta* si nejdříve připraví okolní terén tak, že kusadly prokouše stébla nebo jiné předměty, které by ji při přesunu bránily v cestě, poté všema nohama uchopí ulitu a otočí ji kolem své osy bez uvolnění kusadel, až svoje tělo překlopí (Bellman 1981). Jsou známy případy, kdy tato včela ulitu nejdříve zahrázila a až poté ji přesunula (Müller 1994, Scheuch & Willner 2016) nebo ji přesunula rozpracovanou, o čem svědčí například skvrny na všech stranách ulity (Grozdanic 1969, Müller 2016b). Pokud *O. rufohirta* při přesunu stojí překážka v cestě, překoná ji nebo ji po několika nezdařilých pokusech obejde. Během přesunu ulitu několikrát upustí a odlétá na cílové stanoviště, z něho na původní stanoviště a poté hned zpátky k ulitě. Po uražení 0,2 - 2,2 m cesty svou ulitu pokládá na více či méně ukryté místo (Westrich 1989, Müller 2016b). Westrich (1989) uvádí, že skvrny na ulitě vytváří ihned po jejím přesunu, zatímco Grozdanic (1969) ve svém výzkumu pozoruje, že včela nejdříve vytváří plodovou buňku pomocí rostlinného tmelu a poté zbytky, které se přichytily na dolní čelisti, poskvrní vnější část ulity, dříve než odlétne pro nový tmel. Skvrny vznikají rychlým mletím a rozmazáváním tmelu pomocí kusadel a tak vznikají olivově až tmavě zelené skvrny na bílém plášti (Obr. 2) (Grozdanic 1969). V případě vyrušení, například mravenci, včela odvalí ulitu ještě o pár centimetrů dále (Bellman 1981). Rostlinná malta je

tradičně vyrobena smícháním rozžvýkaných listů a slin. Rostlinná hmota je tvořena z listů (např. *Helianthemum*) nebo květních plátků (např. *Lotus*) (Ferton 1905, Benoist 1931, Grandi 1961, Bonelli 1972, Gogala 1999). Třívrstvý uzávěr tvoří dvě stěny ze stejné rostlinné hmoty jako stěny mezi buňkami, uzávěr je však mnohem užší než u *O. bicolor*, má pouze několik milimetrů. Před uzávěrem stejně jako *O. bicolor* tvoří několik ochranných komor, které jsou vyplněny kousky zeminy, větvičky atd. Zahnízděné ulity mají uzávěr vidět ústím ulity (Grozdanic 1969).

Zajímavá je tvorba potravinových zásob. Když včela vchází do ulity, otočí se o 180 stupňů a odstraňuje pyl tak, že vchází do hnízda zadečkem napřed (Bellman 1981). Potravinovou zásobu ukládá na konec dutiny v podobě mírně vlhké kaše smíchané z pylu a nektaru. Poté odlétá pro další rostlinnou maltu, kterou využívá k pozdějšímu uzavření ulity. Vajíčko nepokládá na potravinovou zásobu, ale je připevněno rostlinnou maltou k vnitřní uzavírací stěně (Westrich 1989). Jelikož je tento druh monovoltinní, staví si více hnízd během sezóny, aby si zajistil dostatečné potomstvo (Jacob - Remacle 1990). Dokončená hnízda zakrývá rostlinnými úlomky stejně jako *Osmia bicolor*, na cílovém stanovišti včela zatlačí ulitu pod chomáč trávy nebo dutý kámen (Müller 2016b). Dospělá včela se stejně jako u *O. bicolor* vylíhne už na podzim, v teple a suchu buňky přečkává do jara (Grozdanic 1969).

**Biotop:** Obývají stráně, stepi, lesostepi a okraje lesů (Macek *et al.* 2010), kromě stepních xerothermních lokalit obývá i různá postindustriální stanoviště jako jsou lomy, silniční násypy a výsypky po těžbě hnědého uhlí (P. Bogusch, osobní sdělení). Dále je najdeme na kamenitých místech, suchých trávnicích a vápencovitém území do 1100 m. n. m (Amiet & Krebs 2012, Scheuch & Willner 2016).

**Paraziti:** Parazitoidi *Chrysura cuprea*, *C. dichroa* a *C. trimaculata* (Macek *et al.* 2010, Scheuch & Willner 2016).

Doba letu: Samci létají od konce dubna do půlky července, samice od května do konce srpna (Westrich 1989, Macek *et al.* 2010, Amiet & Krebs 2012).

Celosvětové rozšíření: Velmi rozšířený druh. Vyskytuje se v severní Africe od Maroka do Tuniska. V Euroasii od Portugalska přes severní a střední Evropu, Malou Asii, Španělsko, Kavkaz až do jižního Kazachstánu a severozápadní Číny. Severně do středního Německa, Čech a severní Ukrajiny, jižně do Sicílie, Malty, Izraele, Jordánska a severního Iránu. V České republice se jedná o ohrožený druh (Farkač *et al.* 2005). Její poddruh *Osmia rufohirta soror* (Peréz 1896) se vyskytuje v severní Africe, na Maltě a ve Španělsku (Müller 2016b, Scheuch & Willner 2016).

#### **2.4.22 *Osmia rutila* Erichson, 1835**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Allosmia* (Müller 2016b)

Zdroje pylu: Polylektický druh s preferencí na Fabaceae (*Lotus creticus*, *Medicago marina*), dále Asteraceae, Brassicaceae, Boraginaceae (např. *Echium*) a Oxalidaceae (*Oxalis pes-caprae*) (Haeseler 1997, Haeseler 2008).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách. Ulita je uzavřena několik milimetrů před ústím (směrem od píštěle) uzávěrem, uzávěr je tvořen rostlinnou maltou, která se skládá z rozžvýkaných listů, rozbitých plžích ulit, slávek a malých kamínků. Povrch pláště není nijak poskvrněn (Haeseler 1997). Ulitu včela přesouvá až na vzdálenost třech metrů a poté ji zahrabuje do písečné půdy (3–5 cm hluboko) (Müller 2016b).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: *Osmia rutila* se vyskytuje v Evropě pouze ve Španělsku, dále v severní Africe v Alžírsku a Maroku (Müller 2016b).

#### **2.4.23      *Osmia sybarita* Smith, 1853**

System: *O. sybarita* patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Allosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh. Sbírá pyl z Fabaceae, Asteraceae, Boraginaceae, hlavně z *Echium*, Brassicaceae a Lamiaceae (Müller 2016b).



Obrázek 3: *O. sybarita* vyhrabává místo pro ulitu pod kamenem

Zdroj:

[http://picssr.com/photos/nico\\_bees\\_wasps/interesting/page299?nsid=90408805@N00](http://picssr.com/photos/nico_bees_wasps/interesting/page299?nsid=90408805@N00)

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách rodu *Helicella*, v každé ulitě staví jednu plodovou buňku. Po zásobení buňky pylem a vykladení vajíčka vytvoří uzávěr, který je tvořen směsí rozžvýkaných zelených listů a kousků rozbitých ulit. Ulitu po dokončení hnízda přemístí na chráněné místo, nejlépe do stínu, aby nedošlo k přehřátí, v oblasti 4 metrů začne kopat díru. Během kopání několikrát

kontroluje zahraběnou ulitu. *O. sybarita*, stejně jako *Osmia melanura*, *Osmia rutila* a *Osmia lhotelleriei* zahrabává skořápku do písčitého substrátu (Obr. 3) (Haeseler 1997, Vereecken & Le Goff 2012). Pokud však tato včela hnízdí v místě, kde je těžká půda, ukryvá své hnízdo do vegetace (Mavromoustakis 1939) nebo do již existujících štěrbin v terénu. Podobnou hnízdní proměnlivost má i *O. rufohirta* (Latreille, 1811), která raději svá hnízda skrývá pod vegetaci, ochranný kámen nebo volně zahrabává do písčitého podkladu (Müller 2016b).

Biotop: Štěrkovité a písčité půdy (Vereecken & Le Goff 2012).

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Od května do konce června (Özbek 2013).

Celosvětové rozšíření: V Evropě se tato včela vyskytuje v Řecku, Krétě, Albánii a Bulharsku (Vereecken & Le Goff 2012), v jihozápadní Asii máme zmínky z Izraele, Palestiny, Jordánu, Kypru, Sýrie a Turecku, také byla zpozorována v severní Africe (Müller 2016b).

#### **2.4.24 *Osmia tricornis* Latreille, 1811**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Osmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh, sbírá pyl na dvanácti různých čeledích, preferují květy Cistaceae a Papaveraceae (*Papaver*), z nichž oba obsahují pouze malé množství nektaru (Vicens *et al.* 1994, Haider *et al.* 2013).

Hnízdní chování: Hnízdí v již existujících dutinách, například v chodbičkách ve dřevě, dutých stoncích (*Phragmites*), hmyzích norách v půdě, prázdných plích ulitách (*Cepaea*), kamenných zdech a opuštěných hnízdech *Chalicodoma*. Buněčné přepážky v ulitě jsou vyrobeny z bláta, vnější povrch skořápky není poskvrněn (Benoist 1931, O'Toole & Raw 1991, Vicens *et al.* 1993, Vicens *et al.* 1994)

Biotop: Neznámý.

Paraziti: *Chaetodactylus osmiae*, *Monodontomerus obsoletus*, *Anthrax anthrax*, *Trichodes alvearius* (Fabricius, 1792), *Melittobia* ssp., *Cacoxenus* ssp., *Sapyga quinquepunctata*, *Stelis phaeoptera* a *Ptinus sexpunctatus* (Panzer, 1789) (Vicens *et al.* 1994).

Doba letu: Monovoltinní druh, létá od dubna do června (Vicens *et al.* 1994).

Celosvětové rozšíření: Vyskytují se v Evropě v Rakousku, Španělsku, Baleárech, Francii, Korsice, Itálii, Sardínii a Portugalsku, dále v severní Africe v Alžírsku, na Kanárských ostrovech, Libyi, Maroku a Tunisku (Vicens *et al.* 1994, Müller 2016b).

#### **2.4.25      *Osmia tunensis* (Fabricius, 1787)**

System: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Helicosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polylektický druh. Létá na květy rostlin čeledí Fabaceae, Boraginaceae (*Echium*) a Lamiaceae (Müller 1996b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách (*Helix*) (Alfken 1914).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě ve Španělsku, Sicílii, Maltě a v Portugalsku, dále v severní Africe v Alžírsku, Egyptě, Libyi, Maroku a Tunisku (Müller 2016b).

#### 2.4.26 *Osmia versicolor* Latreille, 1811

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Pyrosmia* (Tkalců 1975).

Zdroje pylu: Polylektický druh s jasnou preferencí na Fabaceae, vedle toho je dokázán sběr u dalších osmi čeledí Asteraceae (Asteroideae, Cichorioideae), Boraginaceae, Brasteraceae, Cistaceae, Crassulaceae, Campanulaceae, Fabaceae a Lamiaceae (Banaszak & Romasenko 2001, Amiet *et al.* 2004, Scheuch & Willner 2016).

Hnízdní chování: Hnízdí v malých až středně velkých plžích ulitách (*Bulimus*, *Cochlicella*, *Helix*, *Rumina*, *Sphincterophila*). Scheuch & Willner (2016) uvádějí, že v jedné ulitě je postaveno sedm a více plodových komůrek. Plodové komůrky, přepážky a uzávěr jsou postaveny z rozžvýkaných listů bez přidání kamínků, na rozdíl od *O. viridana*. Prázdný prostor mezi poslední komůrkou a uzávěrem je vyplněn malými kamínky, drobkami zeminy a suchými stébly. Plášť ulity není pokryt rostlinnou hmotou a včela s ulitou dále nepohybuje (Ferton 1901, Benoist 1931, Banaszak & Romasenko 2001, Moreno - Rueda *et al.* 2008).

Biotop: Suchá, teplá, kamenitá místa, stepi, vřesoviště, suché trávníky a příznivé povětrnostní podmínky. Od nížin od vyšších horských stupňů (Scheuch & Willner 2016).

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: V jedné generaci létá od dubna do června/července (Scheuch & Willner 2016).

Celosvětové rozšíření: V severní Africe z Maroka do Libye, v Euroasii z Portugalska přes jižní Evropu a jižní střední Evropu, Malou Asii, Levante až do Kavkazu, severně do jižního Německa, Slovenska a Bulharska, jižně do Sicílie, Kréty, Izraele a Jordánska. Poddruh *Osmia versicolor corrusca* (Erichson 1835) se vyskytuje v severní Africe na Korsice a Sicílii. Poddruh *Osmia versicolor*



*viricephalica* (Warncke, 1992) byl zaznamenán v Malé Asii a Levante (Banaszak & Romasenko 2001, Scheuch & Willner 2016).

#### **2.4.27 *Osmia viridana* Morawitz, 1874**

System: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Pyrosmia* (Tkalců 1975).

Zdroje pylu: Polylektický druh se silnou preferencí pro Fabaceae, dalším zdrojem pylu jsou Lamiaceae, Boraginaceae (*Echium*), Brassicaceae, Crassulaceae a jednoděložné rostliny (Westrich 1989, Amiet *et al.* 2004)

Hnízdní chování: Hnízdí v malých až středně velkých plžích ulitách (*Eobania*, *Helicella*, *Zebrina*) a jiných již existujících dutinách jako jsou skalní štěrby a spáry, opuštěná hnízda druhů rodu *Chalicodoma* a podobných. V plži ulitě staví několik plodových komůrek z rozžvýkaných listů, které jsou oproti blízké příbuzné *Osmia versicolor* pokryté kamínky. Rostlinná malta tvoří stěny komůrek, přepážky i uzávěr. Prostor mezi poslední komůrkou a uzávěrem je vyplněn částičky rostlin, malými kamínky a zeminou. Pokud hnízdí v opuštěných hliněných hnízdech jiných včel, postaví až sedm plodových komůrek (Scheuchl 1996, Banaszak & Romasenko 2001, Amiet *et al.* 2004).

Biotop: Suchá teplá kamenitá místa, vřesoviště, suché trávníky v místech s vhodnými povětrnostními podmínkami. Z nížin až do vyšších horských stupňů (Scheuch & Willner 2016).

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: V jedné generaci od dubna do července (Scheuch & Willner 2016).

Celosvětové rozšíření: V severní Africe z Alžírsko do Tuniska, v Euroasii ze středního Španělska přes jižní Evropu, jih severní Evropy, jižní Rusko, Malou Asii a Kavkaz do středu Asie, severně do Německa a Krymu, jižně do Sicílie, Kréty, Izraele a Jordánska. Poddruh *Osmia viridana nicosiana* (Mavromoustakis, 1939)

je endemit na Kypru a poddruh *Osmia viridana rufispina* (Morawitz, 1975) v Malé Asii (Scheuch & Willner 2016).

#### **2.4.28      *Protosmia exenterata* (Pérez, 1895)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Protosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polyлектický druh. Zdroje zahrnují Crassulaceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Fabaceae, Boraginaceae (hlavně *Echium*) a Lamiaceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných ulitách plžů (*Bulimus*, *Eobania*, *Helicella*, *Zebrina*), staví až pět plodových komůrek v ulitě. Plodové buňky a uzávěr jsou vytvořeny z pryskyřice (Ferton 1894).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: *Protosmia exenterata* se vyskytuje v Evropě ve Španělsku, Francii, Sicílii a Portugalsku, v severní Africe v Tunisku, Alžírsku a Maroku, zmínka o výskytu v Turecku je mylná (Müller 2016b).

#### **2.4.29      *Protosmia glutinosa* (Giraud, 1871)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Protosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polyлектický druh. Zdrojem pylu jsou Fabaceae, Lamiaceae, Boraginaceae (*Echium*), Alliaceae (*Allium*) a Campanulaceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v již existujících dutinách, jako jsou prázdné plži ulity (*Sphinctrophila*), opuštěná hnízda jiných žahadlových blanokřídlých (*Sceliphron*, *Chalicodoma*), hmyzí nory v zemi (*Anthophora*). V prázdných plžích ulitách staví

jednu plodovou buňku, která je vyrobena z pryskyřice (Giraud 1871, Benoist 1931, Popov 1961, Moreno - Rueda *et al.* 2008)

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Jedná se o rozšířený druh, vyskytuje se v Evropě v Bulharsku, Španělsku, Francii, Řecku, Chorvatsku, Itálii, Rumunku, Slovensku a na Kavkazu, v severní Africe v Alžírsku a Maroku, také v jihozápadní Asii v Kypru, Jordánu, Sýrii, Turecku a Iránu (Müller 2016b).

#### **2.4.30      *Protosmia paradoxa* (Friese, 1899)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Protosmia* (Popov 1961, Tkalcu 1978).

Zdroje pylu: Polylektický druh, dokázán sběr na Fabaceae, Brassicaceae, Zygophyllaceae, Asteraceae (Carduoideae, Asteroideae), Boraginaceae (*Echium*), Cistaceae and Antirrhineae (Müller & Trunz 2014, Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných ulitách plžů (*Eobania*, *Helicella*) a jiných již existujících dutinách. Stavebním materiálem je pryskyřice (Mavromoustakis 1939).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Objevuje se v Řecku, Kypru, Izraeli, Palestině, Libanonu, Jordánsku, Sýrii a Turecku (Özbek 2013, Müller 2016b).

#### **2.4.31      *Protosmia sideritis* Tkalcu, 1978**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Protosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Polyлектický druh, létá se na Lamiaceae, Fabaceae, Boraginaceae (*Echium*) a Brassicaceae (Müller 2016b).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách (*Helicella*) (Tkalcu 1978).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě v Bulharsku, Řecku, Makedonii a v jihozápadní Asii pouze v Turecku (Müller 2016b).

#### **2.4.32      *Protosmia tauricola* Popov, 1961**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Osmia* a podrodu *Protosmia* (Müller 2016b).

Zdroje pylu: Neznámé.

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných ulitách plžů (Banaszak & Romasenko 2001).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se v Evropě v Bulharsku, Rusku a Ukrajině, dále v jihozápadní Asii pouze v Turecku (Müller 2016b)

#### **2.4.33 *Rhodanthidium infuscatum* (Erichson, 1835)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Rhodanthidium* (De Jong *et al.* 2014).

Zdroje pylu: Neznámé.

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách (Peisl 1999).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: *Rhodanthidium infuscatum* se vyskytuje v Evropě (Chorvatsko, Francie, Španělsko) a severní Africe (De Jong *et al.* 2014).

#### **2.4.34 *Rhodanthidium septemdentatum* (Latreille, 1809)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu a podrodu *Rhodanthidium* (Isensee 1927).

Zdroje pylu: Patří mezi polylektické druhy s preferencí na Fabaceae (*Lotus corniculatus*, *Lotus cytisoides*, *Trifolium campestre*) a Lamiaceae (Banaszak & Romasenko 2001, Macek *et al.* 2010), dále navštěvuje Hygrophoraceae (*Dictyonema hirsutum*), Boraginaceae (*Echium sabulicola*), Convolvulaceae, Cistaceae (*Cistus salviifolius*), Asteraceae (*Galactites tomentosa*) (Khaghaninia *et al.* 2010).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných ulitách *Helix pomatia* a *Cepaea vindobonensis* (Khaghaninia *et al.* 2010, Macek *et al.* 2010). Některé zdroje uvádějí, že svoje plodové komůrky zhotovují ze stočených jahodníkových listů (Macek *et al.* 2010), jiné zdroje, že jsou zhotoveny z pryskyřice a kamínků (Khaghaninia *et al.* 2010, Scheuch & Willner 2016).

Biotop: Obývají suchá, teplá kamenitá místa, suché trávníky a kamenité stepi. Často se lokálně objevují na vápencovém podkladu. Od nížin až do vyšších stupňů (Scheuch & Willner 2016).

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Monovoltinní. Létá v teplých měsících od května do srpna/září (Gogala 1999, Scheuch & Willner 2016)

Celosvětové rozšíření: Z Portugalska přes jižní Evropu a jižní střední Evropu, Malou Asii, Levante a Kavkaz, severně do Čech a severního Rumunska, jižně do Sicílie, Kréty, Kypru, Izraele, severního Iránu (Banaszak & Romasenko 2001). Warncke (1980) popsal podruh *Rhodanthidium septemdentatum rufocinctum* (Alfken, 1930), který je endemitem na Krétě, dále *Rhodanthidium septemdentatum faciale* (Friese, 1917) vyskytující se na Kypru, v Malé Asii a Levante (Scheuch & Willner 2016). V České republice se vyskytuje velmi lokálně na vápencovém podkladu. Lokality tohoto druhu jsou známy pouze z okolí Prahy, Českého Krasu a jižní Moravy. Místy může dosahovat značné početnosti (Macek *et al.* 2010). Dle Farkače *et al.* (2005) patří mezi kriticky ohrožené druhy.

#### **2.4.35 *Rhodanthidium siculum* (Spinola, 1838)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Rhodanthidium* (De Jong *et al.* 2014).

Zdroje pylu: Polyлектický druh, nejčastěji na *Galactites tomentosus*, *Centaurea sphaerocephala*, *Glebionis coronaria* a *Lotus creticus* (Erbar & Leins 2017).

Hnízdní chování: Po vylíhnutí samice hledá vhodnou prázdnou plíží ulitu pro její hnízdění (Dusmet 1908). Nejčastěji staví hnízda v ulitách druhu *Theba pisana* (Müller, 1774) a *Eobania vermiculata* (Müller, 1774) (Peisl 1999). Po nalezení ulity včela zkontroluje její velikost, pokud je vhodná, začnou do nejužší části shromažďovat směs písku a slin. Z tohoto materiálu následně stavějí 1–2 plodové komůrky a uzávěr. Uzávěr, kromě písku a slin, obsahuje kousky mušlí, jiné plíží ulity a další malé částičky, což mu dodává skleněný vzhled. Po dokončení hnízda samice přepraví ulitu na bezpečné místo, nejčastěji do vzdálenosti 10 m

pod rostlinu. Doba přesunutí je různě dlouhá v závislosti na její počáteční poloze a povětrnostních podmínkách, může trvat hodiny až dny. Bezpečné místo je většinou velmi dobře odvodněno s provzdušněnou volnou půdou a v okolí jsou různé trvalky, nejčastěji *Pancreatum maritimum* (Amaryllidaceae) a *Lotus creticus* (Fabaceae). Přesun ulity samice provádí pomocí zadních nohou, přičemž položí přední část hlavy na písek (Erbar & Leins 2017). Na cílovém místě je dutina skořápky vyplněna pískem až 2 cm od ústí a otočena ústím k půdě nebo může být do půdy zahrabána. *Rhodanthidium siculum* může své hnízda také přilepit na větve a větvičky keřů, kamenů nebo budov. Hnízda jsou hydrofobní a několik let nejsou zničeny deštěm (Kronenberg & Hefetz 1984).

Biotop: Písečné půdy, duny (Kronenberg & Hefetz 1984).

Paraziti: Neznámí.

Doba letu: Neznámá.

Celosvětové rozšíření: V Evropě se vyskytuje ve Francii, Sicílii, Španělsku, dále pak v severní Africe (De Jong *et al.* 2014).

#### **2.4.36 *Rhodanthidium sticticum* (Fabricius, 1787)**

Systém: Patří do čeledi Megachilidae, rodu *Rhodanthidium* (De Jong *et al.* 2014)

Zdroje pylu: Polylektický druh, sbírá pyl a nektar na květech *Quercus ilex*, *Cistus albidus* a *Hippocrepis* (Bosch *et al.* 1993).

Hnízdní chování: Hnízdí v prázdných plžích ulitách (Dusmet 1908). V ulitě staví nejčastěji jednu plodovou komůrku, ale mohou se objevit až tři. Po dokončení plodových komůrek staví uzávěr, který je široký 3–8 mm. K jeho stavbě používají pryskyřici slepené malé oblázky, úlomky dalších plžích skořápek a rostlinný materiál. Zvenku má tento uzávěr voskovaný, konkávní a hladký vzhled (Bosch *et al.* 1993).

Biotop: Neznámý.

Paraziti: *Anthrax anthrax* (Schrank, 1781) a *Anthrax trifasciatus* (Meigen, 1804) (Bosch *et al.* 1993).

Doba letu: Od dubna do května (Bosch *et al.* 1993).

Celosvětové rozšíření: Vyskytuje se ve Velké Británii, Francii, Řecku, Itálii, Portugalsku, Sicílii, Španělsku a severní Africe (De Jong *et al.* 2014).

## **2.5 Kleptoparaziti a parazitoidi samotářských včel hnízdících v prázdných ulitách plžů**

Samotářské včely jsou častými hostiteli kleptoparazitů, parazitoidů a dalších parazitů z řádu blanokřídlých (Hymenoptera), dvoukřídlých (Diptera) a řádnokřídlých (Strepsiptera). Parazitický způsob života přináší výhodu v ušetření energie a času související se stavbou hnízda a shromažďováním potravy pro larvy, na druhou stranu musí vynaložit energii spojenou s nalezením vhodné ulity a překonání obranných mechanismů hostitele. Parazit má vajíčka, larvy i dospělé morfologicky i behaviorálně přizpůsobeny ke svému způsobu života (Michener 2007).

Kleptoparaziti (z řeckého klépto – kradu) kladou svá vajíčka do hnízd jiných druhů včel, stejně jako kukačky ptáků, proto jsou označovány jako „kukaččí“ včely. Tato parazitická strategie je na světě velmi rozšířená, představuje až 15 % všech druhů včel (Batra 1984), v České republice je toto číslo ještě větší. O výhodách a různorodosti této životní strategie mluví i evoluce, jen u čeledi včel (Apidae) se vyvinula jedenáctkrát nezávisle na sobě (Straka & Bogusch 2007a), některé zdroje zvětšují toto číslo až na třicet dva (Michener 2007). Vznik kleptoparazitismu podporovalo několik faktorů – ušetření energie při stavbě a zásobování vlastních plodových komůrek, nedostatek zdrojů a další. Včely hnízdící gregariózně nebo komunálně začaly vedle stavby a zásobování svých vlastních plodových komůrek, příležitostně klást vejce i do buněk jiných samic (Eickwort 1975) nebo samice při nedostatku volných hnízd začala klást do cizích (Wcislo 1987, Field 1992). „Včely – kukačky“ nepředstavují žádnou systematickou jednotku, jde pouze o rody různých čeledí,



kteřé se od svých příbuzných liší způsobem života a několika znaky. Můžeme je poznat podle absence sběracího aparátu na bříše nebo nohách třetího páru, samci mají o jeden tykadlový člunek více než samice, dále jsou méně ochlupené nebo nápadně zbarvené, avšak tyto znaky mohou platit i pro některé neparazitické jedince. Nejlepší způsob, jak zjistit zda se jedná o kleptoparazita je pozorování v terénu. Kleptoparazitické samice vyhledávají vhodnou ulitu k hnízdění různými způsoby. Létají pomalým klikatým letem velmi nízko nad zemí (Rozen & McGinley 1991, Sick *et al.* 1994, Rozen 2008), sedí na vyvýšeném místě (Rozen *et al.* 1978, Rozen 1991, Garófalo & Rozen 2001), pronásledují hostitele až k hnízdu (Rozen & McGinley 2001, Bogusch 2003a; Bogusch 2003b; Bogusch 2005) nebo díky vyhledávajícímu letu naleznou skupinu hnízd a poté se k ní dopravují po zemi (Bogusch *et al.* 2006). Předpokládá se, že samice rozpoznají hnízdo vhodného hostitele díky chemickým podnětům (Tengö & Bergström 1977, Cane 1983). Po nalezení vhodného hnízda samice čeká na vhodný okamžik pro kladení vejce (Sick *et al.* 1994). Zpravidla vstupuje do hnízda, kde není přítomen hostitel (Rozen *et al.* 1978, Rozen & McGinley 1991, Sick *et al.* 1994, Bogusch *et al.* 2006), pokud však vstoupí do hnízda a potká se s jeho hostitelem, většinou bez otálení odletí. Straka & Bogusch (2007b) pozorovali velmi agresivní chování hostitele, který bránil své hnízdo před kleptoparazitem, Bogusch *et al.* (2006) zaznamenali případy, kdy hostitel i parazit vstupovali do hnízda současně. Kladení vajec probíhá buď do uzavřených a plně zásobených buněk, nebo do otevřených a dosud nezásobených (Michener 2007). Pokud samice klade vejce do uzavřené buňky, musí nejdříve pomocí mandibul nebo zašpičatělé koncové části zadečku vytvořit otvor do uzávěru buňky (Garófalo & Rozen 2001). Tímto otvorem naklade vejce a utěsní ho okolním materiálem, může dojít i k samovolnému zasypání po vytažení zadečku (Rozen & Özbek 2005). Pokud kleptoparazit klade svá vejce do otevřených buněk, čeká nejčastěji v blízkosti ulity do odletu hostitele, poté vstupuje do hnízda a ukrývá svá vejce. Toto musí stihnout v čase mezi naklazením a vylíhnutím hostitelského vejce, pokud ho naklade dříve, je velká pravděpodobnost jeho objevení a zničení (Field 1992).

Často proto parazit vyčkává, dokud plodová komůrka není téměř zazděná a v momentě, kdy samice odlétá pro poslední kousek k uzavření, vsune svým špičatým zadečkem vajíčko do hnízda (Rozen & Snelling 1986).

V plodové komůrce je prostor a potrava pouze pro jednu larvu. Kleptoparazit nebo jeho larva musí zabít všechny žijící jedince v buňce. V případě, že samice klade vejce do uzavřených a zásobených buněk, otevře ji pomocí kusadel a zničí nejdříve hostitelské vejce nebo larvu, poté naklade vlastní a uzavře buňku. Pokud však klade vejce do ještě nezásobených buněk, zneškodní kompetitora larva 1. - 3. instaru (Bennett 1966). Larva hnízdních kleptoparazitů je k zabíjení vždy adaptovaná, takže se tato strategie může objevit i v prvním popsaném případě. Pomocí modifikované koncové části zadečku leze k hostitelské larvě, kterou v temném prostředí uvnitř buňky rozpozná prodlouženými výběžky horního pysku se smyslovou funkcí. Před ostatními larvami ji chrání sklerotizovaný výběžek na hlavě a k zabíjení jí slouží její zúžená zašpičatělá kusadla a zvětšené kusadlové svaly (Rozen 1991). V ojedinělých případech parazit několikrát kontroluje stav hnízda, do kterého nakladl svá vejce (Rozen *et al.* 1978, Garófalo & Rozen 2001).

Parazitoid je organismus, který svého hostitele, na kterého je adaptován, využívá jako zásobárnu potravy a způsobuje mu smrt (Poulin 2007). Na hostiteli je zcela závislý. Na rozdíl od predátora se parazitoid liší svým způsobem života a za celý život zkonsumuje pouze jednoho jedince. Organismus může žít uvnitř (endoparazit) nebo vně (ektoparazitoid) hostitele. Tato životní strategie patří k nejčastějším způsobům života mezi živočichy (10 %), z dosud popsaných druhů parazitoidů patří  $\frac{3}{4}$  mezi blanokřídlé (Hymenoptera), dále mezi dvoukřídlé (Diptera), brouky (Coleoptera), motýly (Lepidoptera), síťokřídlé (Neuroptera) a dokonce jeden zástupce z řádu chrostíků (Trichoptera). Parazitoidní způsob života vznikl několikrát nezávisle na sobě, u nejpočetnější skupiny parazitoidů z řádu blanokřídlých (Hymenoptera) vznikl z mycetofágie, u dvoukřídlých (Diptera) se vyvinula až 21krát nezávisle na sobě ze saprofágie a z predace, u brouků (Coleoptera) došlo k evoluci parazitoidů z mycetofágie, saprofágie

a predace celkem 14krát (Eggleton & Belshaw 1992). Strategie napadení samotářských včel parazitoidem je velmi podobná. Samice parazitoida se aktivně snaží vniknout do hostitelského hnízda za účelem vykladení vejce, nejčastěji jednoho, na hostitelskou larvu nebo předkuklu. Pokud je hostitelská larva v mladším instaru, parazitoid je v klidu přichycen až do posledního instaru nebo proměny v předkuklu (strategie metaparazitoida), avšak pokud je hostitelská larva dospělá nebo ve fázi předkukly, larva parazitoida ji okamžitě napadne (strategie ortoparazitoida) (Macek *et al.* 2010). Pokud do jednoho hnízda naklade svá vejce několik kleptoparazitických samic, začnou se larvy jedinců mezi sebou vzájemně napadat. Pouze jedna se dovyvine v dospělého jedince (Garófalo & Rozen 2001). Tato strategie je uváděna jako superparazitismus (Salt 1961, Macek *et al.* 2010).

## 2.6 Charakteristika parazitů samotářských včel

Dále se budu zabývat parazity, kteří parazitují na samotářských včelách hnízdících v prázdných ulitách plžů v Evropě.

### 2.6.1 Rod *Stelis*

Rod *Stelis* (smutěnky) patří do čeledi Megachilidae. Podle absence sběracího aparátu, lysého těla a nápadného tmavého nebo žlutě a bíle skvrnitého zbarvení můžeme poznat, že se jedná o hnízdní kleptoparazity. Dalším znakem jsou ostré nebo zaoblené trny po stranách štítku. Parazitují u různých rodů čeledi Megachilidae. Po nalezení vhodného hostitelského hnízda, samice toto hnízdo v pravidelných intervalech kontroluje a ve vhodnou chvíli, naklade svá vejce do otevřené buňky. Parazitická larva prvního instaru zničí hostitelské vejce nebo larvu svými ostrými kusadly. Poté si zhotoví červenohnědý kokon, který je pokrytý šedavým zámotkem (Macek *et al.* 2010). Přezimují ve stádiu předkukly.

V hnízdech samotářských včel, které hnízdí v ulitách plžů, parazitují v Evropě nejméně tři kleptoparaziti z rodu *Stelis* - *Stelis odontopyga*, *S. phaeoptera*, *S. punctulatissima*. *Stelis odontopyga* je vzácná kleptoparazitická včela, která se

vyskytuje v západní Asii, hlavně v Turecku a v teplých oblastech Evropy, včetně České republiky. Severní hranice rozšíření je 50,5° severní šířky (Celary 1995). Tato černá včela se svým světlým ochlupením dosahuje velikosti 6–7 mm. Létá od června do srpna v teplých oblastech na bazickém podkladu skalních stepí (Macek *et al.* 2010). Hostitelem je *Hoplosmia spinulosa*, *Hoplitis fertoni* a zřejmě také *Osmia bicolor* (Müller 2016b). *Stelis phaeoptera* je vzácná včela, která se vyskytuje v Evropě od jižního Finska do Řecka, dále v Asii a v severní Africe (Maroko) (Hallett 1956). Její počet se během tohoto století alarmovitě snížil. Tato středně velká (7–12 mm) tmavá včela se světlým ochlupením létá od konce května do poloviny srpna, zřídka v září. Hostitelem je *Hoplitis fertoni*, *Hoplosmia spinulosa* a pouze fakultativně *Osmia tricornis*. *Stelis punctulatissima* se vyskytuje v Evropě, Zakavkazku a severním Kazachstánu. V České republice se vyskytuje na většině území, avšak není hojná. Jedná se o teplomilný druh, který se vyskytuje hlavně na stepích, okrajích lesů, zahradách, úhorech a pískách. *Stelis punctulatissima* je velká 8–11 mm, na těle nemá žádnou světlou kresbu, zadeček má černý s široce světle prosvítajícími zadními okraji tergítů (Macek *et al.* 2010). Létá od června do srpna a hledá hnízdo *Osmia aurulenta*, jelikož je jejím hnízdním kleptoparazitem (Scheuch & Willner 2016).

### 2.6.2 Rod *Chrysura*

Rod *Chrysura* (zlatěnky) řadíme do čeledi Chrysididae. Tyto středně velké druhy měří od 8 mm do 11 mm a mají plochý zrnitý obličej bez příčných vrásek a čelního kýlu. Poznávacím znakem je třetí tergít, na kterém není žádný zub. Jedná se o hnízdní ektoparazity čeledi Megachilidae. Samice zlatěnky klade svá vejce do hostitelského hnízda po dokončení zásobování, kdy plodová komůrka není ještě zcela uzavřena. Samice čeká na vhodný okamžik v blízkosti ulity a několikrát kontroluje průběh práce hostitelské samice. Pokud je objevena, stočí se do klubíčka, zatáhne nohy a tykadla do prohlubně na spodu zadečku a nechá se vyhodit z hnízda, tyto pokusy několikrát opakuje (Macek *et al.* 2010). Larva rodu *Chrysura* se vylíhne zhruba o den dříve než hostitelská larva a spotřebovává malé množství zásob, po dalších 3–7 dnech napadne hostitelskou larvu a začne ji

konzumovat. Zabije ji obvykle za 17–31 dnů od vylíhnutí, jedná se o hnízdního ektoparazitoida. V této době již larva dokončila svůj zámotek a larva zlatěnky je ve druhém instaru. Nakonec si vytvoří svůj kokon uvnitř včelího (Morgan 1984). Zlatěnky patří mezi teplomilný a slunomilný hmyz, který se stejně jako jeho hostitelé vyskytují na stepích, lesostepích a rozsáhlých písčinách (Tyner 2007).

*Chrysura trimaculata* je velká 9–11 mm a poznáme ji podle kovově modré hlavy, hrudi a ohnivě červeného zadečku. Vyskytuje se od března do května na expanovaných stepích, avšak je velmi vzácná, v České republice patří do kriticky ohrožených druhů (Farkač *et al.* 2005). Jejími hostiteli jsou *Hoplitis fertoni*, *Hoplosmia spinulosa*, *Osmia aurulenta*, *O. bicolor* a *O. rufohirta* (Macek *et al.* 2010, Müller 2016b). *C. trimaculata* své vajíčko pokládá na vnitřní stranu uzávěru nebo na povrch pylového bochníku. Larva zlatěnky po krátkou dobu saje hemolymfu hostitele, poté se přilne ke stěně ulity a poté čeká, dokud hostitelská larva nevytvoří kuklu, poté ji sežere. Přezimuje ve stádiu předkukly (Bellman 1981). Vyskytuje se v jižní a střední Evropě a Malé Asii (Linsenmaier 1997). *Chrysura cuprea* je na rozdíl od druhu *C. trimaculata* menšího vzrůstu (6–10 mm), tělo má zlatavě měděné s kovově modrými bedry, boky hrudi a nohama. Vzácně se vyskytuje na původních stepích od května do srpna (Macek *et al.* 2010). V České republice patří mezi ohrožené druhy (Farkač *et al.* 2005). Hostiteli jsou samotářské včely hnízdící v prázdných ulitách plžů *Hoplitis fertoni*, *Hoplosmia spinulosa*, *Osmia andreoides*, *O. aurulenta*, *O. bicolor*, *O. rufohirta* i jiné z rodů *Osmia*, *Hoptilis*, *Anthocopa*, *Chelostoma* a *Chalicodoma* (Macek *et al.* 2010, Müller 2016b). Vyskytuje se ve střední a jižní Evropě. *C. dichroa* je podobně velká zlatěnka jako *C. cuprea* (5–9 mm), její tělo je zlatavě měděné a má kovově zelené odlesky, hlava a bedra jsou modré. Vyskytuje se především na skalních stepích s hojným výskytem hostitelských včel rodu *Osmia* od května do srpna (Macek *et al.* 2010). Jejími hostiteli jsou *Osmia aurulenta*, *O. rufohirta* (Ferton 1905, Malyshev 1968, Bonelli 1974), další publikace uvádějí *O. versicolor*, *O. andreoides*, *H. spinulosa*, *O. ferruginea* a *O. caerulescens* (Dalla Torre 1892, Ferton 1905, Grandi 1959). Vyskytují se v jižní

a střední Evropa, jeden exemplář byl nalezen ve Švédsku, dále v jihovýchodní Asii (Linsenmaier 1997).

### 2.6.3 Podčeleď Anthracinae

Tento rod patří do čeledi Bombyliidae a díky jejich podobnosti se včelami, se jim přezdívá „včelí mouchy“. Většina z nich jsou malé až středně velké (4–20 mm) matně černé mušky, s nápadnými vzory na křídlech. Tento početný rod, zahrnuje hlavně parazitické druhy, jejichž larvy parazitují na larvách samotářských včel a vos.

*Sphogostylum aethiops* je malý (6–10 mm) matně černý druh, který má na křídlech nápadné vzory. Vyskytuje se v jižní a střední Evropě a jižní Africe (Evenhuis & Greathead 2003). Parazituje u samotářské včely *Hoplosmia spinulosa*. *Anthrax anthrax* je poměrně velký druh (10 mm), který se nepodobá včele ani čmelákovi, její tělo je černé se čtyřmi bílými značkami na druhém a třetím tergitu a se dvěma bílými značkami na konci břicha. Křídla jsou většinou černá s průhledným vrcholem, žilky jsou tmavě hnědé. *Anthrax anthrax* je hnízdní ektoparazitoid samotářských druhů včel hnízdících na povrchu, například v prázdných plžích ulitách (*Rhodantidium sticticum*, *Osmia bicornis*, *Osmia tricornis*). Samice svá vejce schovává do věnce chloupků na konci zadečku, díky jeho lepkavému povrchu se na něj lehce přichytí nečistoty. Vrstva nečistot slouží k ochraně vajíček proti vysychání a jako maskování. Samice *Anthrax anthrax* za stojatého letu pomocí kývavých pohybů zadečku vystřeluje vajíčka do blízkosti včelích hnízd. Larva se vylíhne mimo hnízdo samotářské včely a poté aktivně proniká do plodové komůrky, kde nejdřív sežere zásoby pylu a poté saje z hostitelské larvy tělní šťávu, avšak ji neoslabí natolik, aby nedokázala dokončit vývoj a zhotovit kokon, až poté larva vysaje larvu nebo kuklu a zakuklí se v prázdném včelím kokonu. Kromě samotářských druhů včel z rodu *Osmia* a *Rhodantidium*, napadají také rody *Anthophora*, *Halictus* (Seguy 1926, Du Merle 1972). Vyskytuje se ve střední a jižní Evropě, včetně České republiky. *Anthrax*

*trifasciatus* je malý, nenápadný druh, který parazituje na *Rhodantidium sticticum* (Tomaj 1977).

#### **2.6.4 Rod *Melittobia***

Chalcidky z rodu *Melittobia* patří do čeledi Eulophidae a jsou to ektoparazitoidi (Cusumano *et al.* 2012). Napadají hnízda samotářských včel a vos, dále hnízda brouků, motýlů, dvoukřídlých a jejich larvy požírají larvy těchto skupin (González *et al.* 2012). Mají krátký životní cyklus, 25 dní. Vyskytují se po celém světě (Cusumano *et al.* 2012). *Melittobia acasta* je parazitoid Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera a Coleoptera a mimo jiné samotářské včely *Hoplosmia spinulosa*. Z Evropy se tento druh rozšířil do Kanady, Japonska, Nového Zélandu a do jižní Ameriky (Browne 1922).

#### **2.6.5 Rod *Sapyga***

Patří do čeledi Sapygidae (drvenkovití). Rod *Sapyga* patří mezi hnízdní parazity. Hostiteli jsou nejčastěji včely z rodu *Osmia*. Samice parazita může naklást více vajec do jedné plodové buňky, avšak přežije pouze jedna larva.

*Sapyga quinquepunctata* je středně velká drvenka (9–13 mm) s významným pohlavním dimorfismem. Samec je černý se světlými skvrnkami po stranách tergitů, samice má tříbarevný zadeček, kdy 1.–3. tergit je červený. Létají od května do července. Jejich larvy jsou ektoparazitoidy larev včely *Chalicodoma parietina* a různých druhů zednic rodů *Osmia* (*Osmia aurulenta*, *O. tricornis*) a *Heriades*. Samice klade vajíčko do již hotových a plně zásobených plodových komůrek, vylíhlá larva řídí svůj další vývoj podle hostitelské larvy a její přeměny v předkukly, na které svůj vývoj dokončí. Vyskytuje se v jižní a střední Evropě a východním Středomoří. *Sapyga clavicornis* měří od 7,5 do 12 mm. Její tělo je černé a na zadečku má žluté pásy, tykadla obou pohlaví jsou zřetelně kyjovitá a 12. - 13. článek tykadel samců jsou zbytnělé se smyslovými jamkami na spodní straně. Létají od května do července, nejčastěji obývají listnaté lesy a jejich okraje s dostatkem hnízd samotářských včel rodu *Chelostoma* a *Osmia* (*O. bicolor*),

u kterých parazitují. Samice do plodových komůrek hostitelů pronikne dlouhým ostrým kladélkem a vyklade zde vajíčko na pylový bochník, larva drvenky nejdříve sežere hostitelské vajíčko nebo larvu a poté se živí pylovým bochníkem. Kuklí se uvnitř hostitelské plodové buňky a přezimuje jako dospělec. Vyskytuje se v jižní a střední Evropě, včetně České republiky (Macek *et al.* 2010).



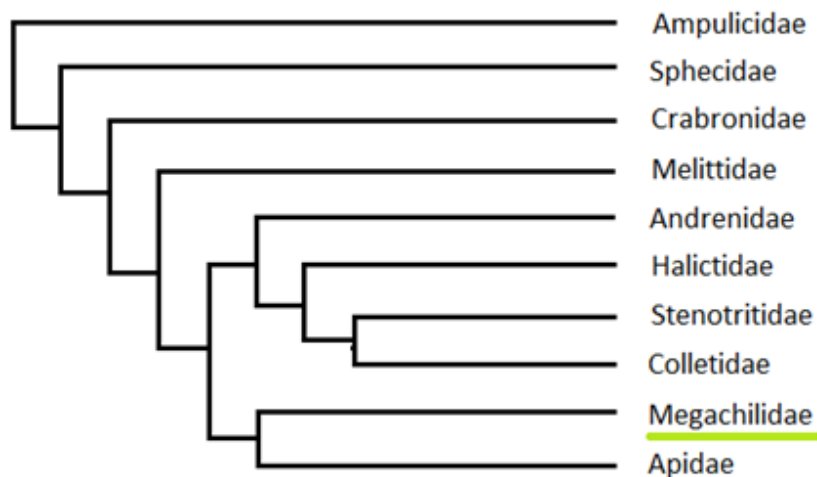
# PRAKTICKÁ ČÁST

## 3.1 Hnízdění v prázdných ulitách plžů

Hnízdění v prázdných ulitách vzniklo v evoluci několikrát nezávisle na sobě, jak můžeme pozorovat v rámci skupiny žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera – Aculeata). V rámci této skupiny hnízdí v prázdných ulitách zástupci tří skupin. Kromě včel čeledi Megachilidae to jsou hrabalkovití (Pompilidae), u nichž byly v ulitách zaznamenány dva druhy – *Auplopus carbonarius* (Scopoli, 1763) a *Anoplius nigerrimus* (Scopoli, 1763). Oba druhy jsou však generalisti hnízdící v jakýchkoliv typech dutin, to znamená, že ulity využívají asi jen okrajově a náhodně (Bogusch *et al.*, in prep.). Z vos (Vespidae) to jsou zástupci z rodu *Leptochilus* z podčeledi Eumeninae, ale jejich hnízdní biologie není podrobně známá. Fateryga (2013) publikoval podrobný popis hnízdění druhu *Leptochilus alpestris* (Saussure, 1855) i s fotografiemi zahrnuté ulity. Druhý středoevropský druh *Leptochilus regulus* (Saussure, 1855) však v ulitách nehnízdí nebo je k hnízdění využívá jen okrajově (Fateryga 2013).

V Africe bylo zaznamenáno hnízdění v prázdných plžích ulitách u osmi zástupců rodu *Quartinia* z podčeledi Masarinae (Gess & Gess 1999). Zástupci tohoto rodu obývají písčité půdy s řídkou vegetací a dostatkem prázdných plžích skořápek. Jak již bylo zmíněno, někteří zástupci hnízdí v plžích ulitách – *Q. refugicola* Gess, 2007, jiní hnízdí v zemi – *Q. canariensis* Bluethgen, 1958 a ulitu využívají pouze samci k úkrytu (Mauss & Müller 2016). Využívají ulity, které jsou maximálně do poloviny naplněné pískem (Gess & Gess 2008, Gess & Gess 2010). Zástupci hnízdící v ulitě, staví více než dvacet plodových buněk, zatímco u zástupců hnízdících v zemi je tento počet podstatně menší (Gess & Gess 2010).

Z včel hnízdí v ulitách jen čalounicovití (Megachilidae), u ostatních skupin toto hnízdění nebylo pozorováno (Obr. 1) (Danforth *et al.* 2013).

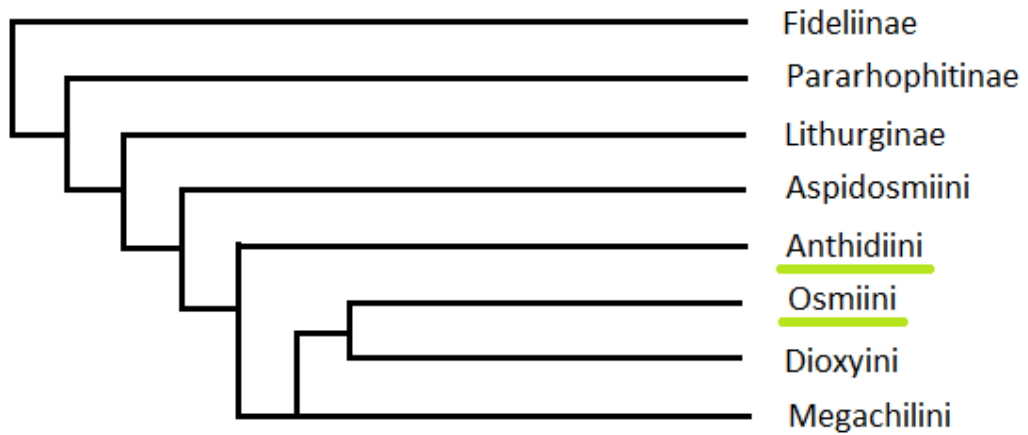


Obrázek 2: Fylogenetický strom včel (Apoidea). Zeleně je podtržená čeleď, jejíž zástupci hnízdí v prázdných ulitách plžů (upraveno podle Danforth *et al.* 2013).

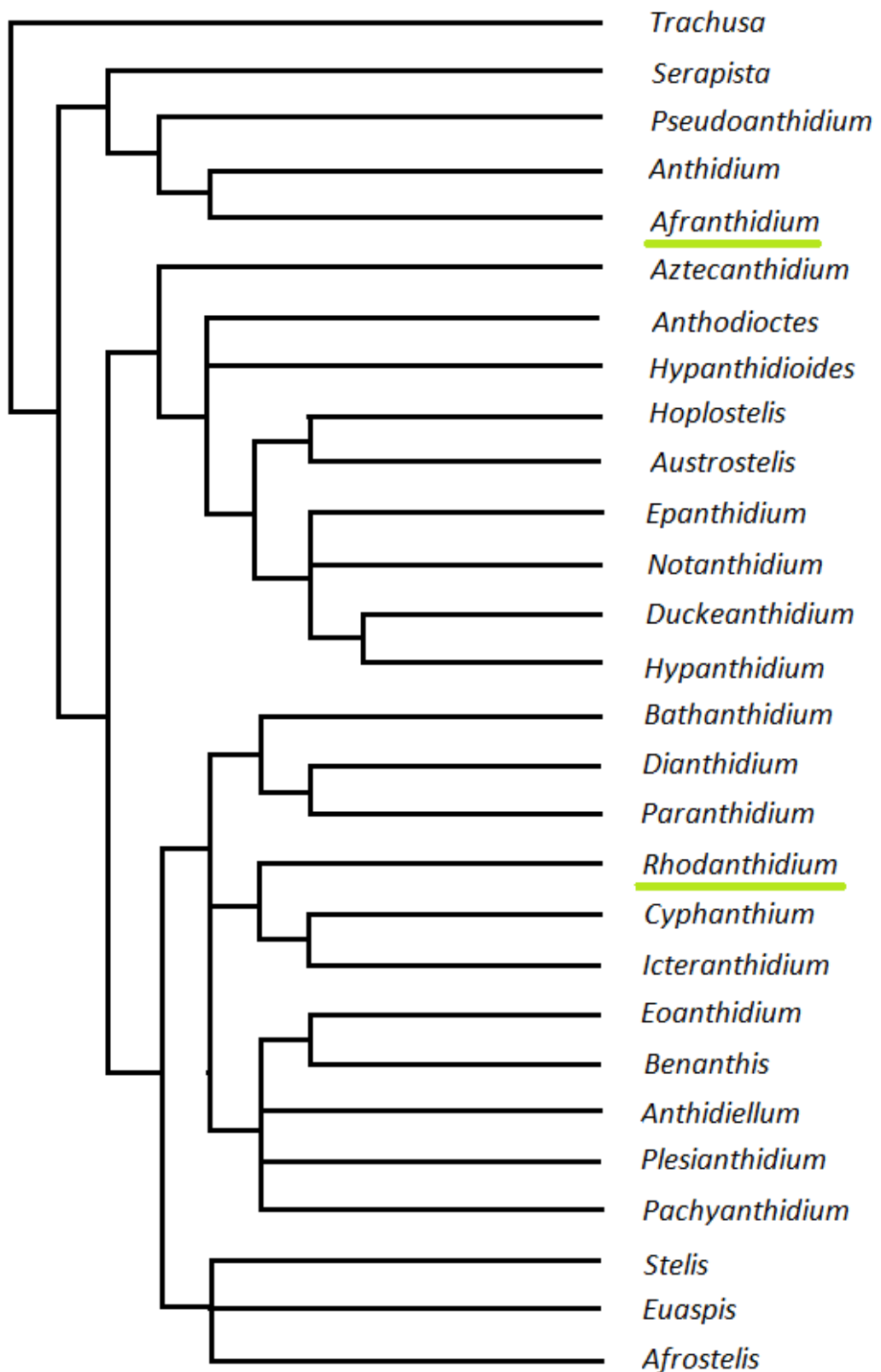
V čeledi Megachilidae hnízdí v ulitách zástupci dvou tribů – Anthidiini a Osmiini. Do tribu Anthidiini (Obr. 2) (Gonzalez *et al.* 2012) patří rod *Afranthidium* – v ulitách hnízdí druh *A. capicola* (Brauns, 1905). Dalším rodem je *Rhodanthidium* – v ulitách hnízdí evropské druhy *R. infuscatum*, *R. septemdentatum*, *R. siculum* a *R. stiticum* (Bosch *et al.* 1993, Litman *et al.* 2016). Tyto dva rody v rámci fylogeneze nemají přímého společného předka a zahrnují druhy v ulitách hnízdící, tak nehnízdící (Obr. 3). Například *R. stiticum* z jižní Evropy ulity preferuje, ale dokáže hnízdit i v jiných typech dutin (Bosch *et al.* 1993), zatímco druhy *R. septemdentatum* a *R. siculum* hnízdí pravděpodobně pouze v ulitách (Erbar & Leinz 2017, P. Bogusch osobní sdělení). Ostatních pět evropských druhů tohoto rodu pravděpodobně využívá jiné typy dutin k hnízdění a v ulitách tedy nehnízdí.

Tribus Osmiini má společného předka s tribem Anthidiini, ale jeho přímí předchůdci z tribu Megachilini nehnízdí v ulitách vůbec (Obr. 2) (Gonzalez *et al.* 2012). V tribu Osmiini nalezneme druhy hnízdící v prázdných ulitách v rodech *Hoplitis*, *Hosplosmia*, *Osmia*, *Protosmia*, a *Wainia* (Obr 4.) (Müller 2018b, Praz *et al.* 2008). Fylogeneze této skupiny se dělí hned na začátku na dvě větve, první obsahuje rod *Protosmia* a druhá obsahuje zbývající rody hnízdící v ulitách. Ve zmiňované druhé větvi se nejdříve odštěpuje rod *Hoplitis* a větev, z které se

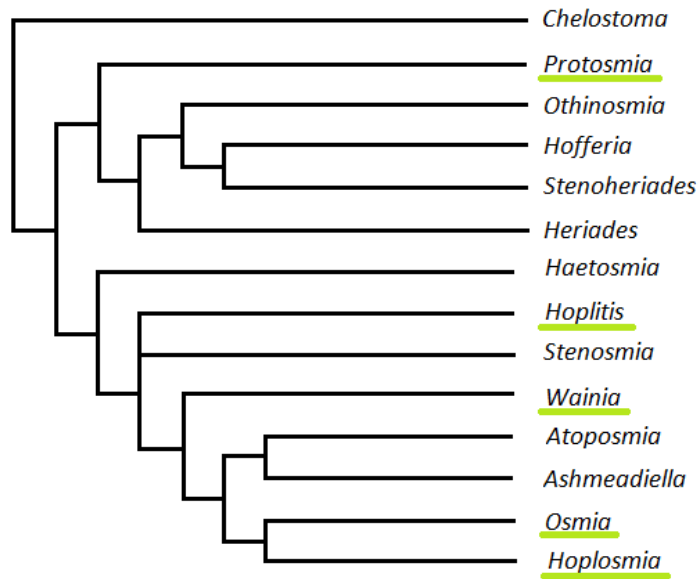
poté odděluje rod *Wainia* a dva rody, které mají společného předka – *Osmia* a *Hoplosmia* (Obr. 4).



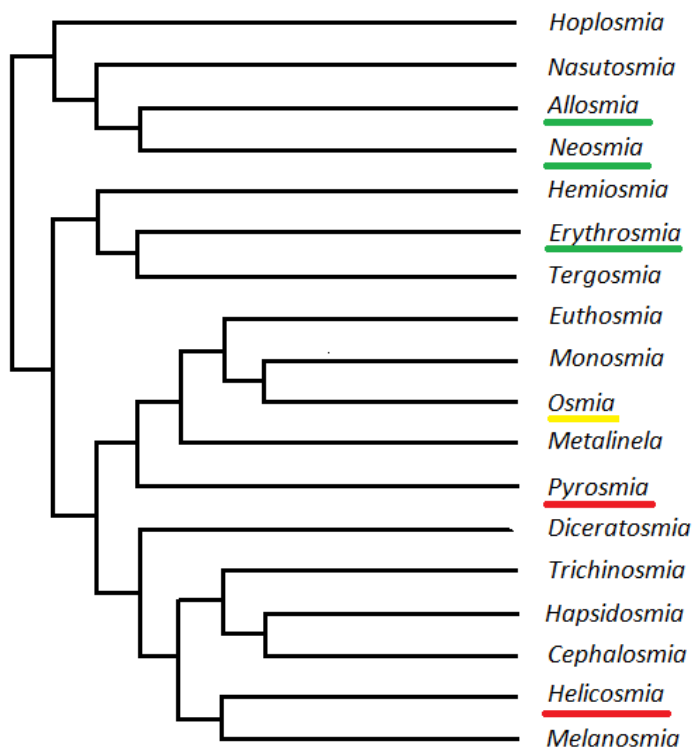
Obrázek 3: Fylogenetický strom čeledi Megachilidae podle tribů. Zeleně jsou podtržené triby, jejichž zástupci hnízdí v prázdných ulitách (upraveno podle Gonzaleze *et al.* 2012).



Obrázek 4: Fylogenetický strom tribu Anthidiini. Zeleně jsou podtržené rody, jejichž zástupci hnízdí v prázdných plích ulitách (upraveno podle Litmanové *et al.* 2016).



Obrázek 5: Fylogenetický strom tribu Osmiini. Zeleně jsou podtržené rody, které obsahují druhy hnízdící v prázdných plířích ulitách (upraveno podle Praze *et al.* 2008).



Obrázek 6: Fylogenetický strom rodu *Osmia*. Zeleně jsou podtrženy podrody, jejichž všichni zástupci hnízdí v ulitách, žlutě jsou vyznačeny podrody, jejichž někteří zástupci hnízdí v ulitách fakultativně, a červeně jsou vyznačeny podrody, jejichž část zástupců hnízdí v prázdných ulitách (upraveno podle Rightmyerové *et al.* 2013).

Nejvíce druhů hnízdících v prázdných plžích ulitách je známo z rodu *Osmia*. Tento rod se dělí na osmnáct podrodů včetně šesti, v kterých se zmiňovaná hnízdni strategie objevila. Hned na začátku se fylogenetický strom dělí na dvě větve, první obsahuje podrody, jejichž všichni zástupci hnízdí v prázdných plžích ulitách - *Allosmia* a *Neosmia*. Druhá větev zahrnuje, jak podrody obsahující zástupce, kteří hnízdí v ulitách striktně - *Erythrosmia*, tak podrody jejichž část zástupců hnízdí v prázdných plžích ulitách a část tak nehnízdících - *Pyrosmia* a *Helicosmia*. Z této větve se poté odštěpila větev obsahující druhy, které v ulitách hnízdí fakultativně - *Osmia* (Obr. 5) (Rightmyerová *et al.* 2013). U podrodů *Allosmia*, *Erythrosmia* a *Neosmia* hnízdí všechny známé druhy v prázdných ulitách plžů (Scheuch & Willner 2016). O hnízdni biologii málo početného podrodu *Erythrosmia* se toho mnoho neví, v ČR můžeme pozorovat zástupce *O. andreoides*, ale jen v nejteplejších částech jižní Moravy, a to velmi vzácně (P. Bogusch, osobní sdělení). Zástupcem nejspecializovanějšího podrodu *Neosmia* je druh *O. bicolor* a zástupce podrodu *Allosmia* je *O. rufohirta* (Scheuch & Willner 2016). U podrodu *Helicosmia* nalezneme druhy, které hnízdí v různých dutinách, včetně plžích ulit. Ve skořápkách hnízdí fakultativně *O. melanogaster* nebo striktně *Osmia aurulenta* (Westrich 1989, Amiet *et al.* 2004). Pro tento podrod je typický větší počet hnízdnicích buněk, které jsou nahloučené v ulitách, a také značení ulit pomocí rostlinné malty (Müller 2016b). Různé typy hnízdění včetně ulitového, nalezneme také u podrodu *Pyrosmia*, do této skupiny patří spíše jihoevropské drobné druhy, které si ulitu vybírají přednostně, ale umí hnízdit i v jiných dutinách - *O. ferruginea*, *O. versicolor* a *O. viridana* (Rightmyer *et al.* 2013). Fakultativní hnízděče nalezneme v podrodu *Osmia*, je to například *O. bicornis*, *O. cornuta* a jihoevropská *O. tricornis* (Müller *et al.* 1997, Le Goff 2006).

V rodu *Protosmia* nalezneme 5 druhů, které hnízdí v ulitách - *Protosmia exenterata*, *P. glutinosa*, *P. paradoxa*, *P. sideritis*, *P. tauricola*. Zajímavé na této skupině je použití pryskyřice při stavbě hnízda, konkrétně plodových komůrek.

Patří sem malé druhy, avšak o jejich hnízdní biologii se toho mnoho neví. Do tohoto podrodu patří i další druhy, které v prázdných ulitách nehnízdí.

Do rodu *Hoplitis* patří dva druhy – *Hoplitis fertoni* a *Hoplitis zandeni*, které hnízdí v ulitách a zřejmě i v případě prvního jmenovaného druhu i v jiných typech dutin. Při hnízdění ulitu nepřesouvají, neotáčejí, ani neposkvřňují rostlinnou maltou. Kvůli větší ochraně *H. zandeni* staví před uzávěrem prázdné komůrky. Uzávěr je stavěn z písečných zrn a rozžvýkané rostlinné hmoty a tvoří ochrannou bariéru před parazity (Müller a Mauss 2016).

Většina druhů rodu *Hoplosmia* hnízdí v prázdných plžích ulitách, například běžný druh *Hoplosmia spinulosa*, který se vyskytuje i u nás. Zástupci tohoto rodu aktivují až v létě, nehýbou s ulitou a mají jako jediní kleptoparazita v podobě kukaččí včely *Stelis odontopyga* (Müller 1994, Amiet & Krebs 2012).

### **3.2 Sestavení fylogeneze hnízdního chování u samotářských včel hnízdících v plžích ulitách**

Pro sestavení fylogenetického stromu znázorňujícího rozdíly v hnízdní biologii jednotlivých druhů evropských včel jsem vytvořila na základě dostupných informací z literatury (viz Literární přehled) tabulku 25 znaků, na jejichž základě je možné hnízdní biologii studovaných druhů rozlišit. Z toho 7 znaků bylo možné polarizovat, vzhledem ke znalostem evoluce hnízdního chování včel (Tab. 1 - 4). Z celkového počtu 36 druhů evropských včel hnízdících v ulitách byly vybrány ty, které ulity preferují nebo hnízdí jen v ulitách, a z nich byly použity jen ty druhy, o jejichž hnízdní biologii máme dost informací z literatury či vlastních pozorování. Celkem se jedná o 27 druhů z 5 rodů, z rodu *Hoplitis* to jsou druhy *Hoplitis fertoni* a *H. zandeni*, z rodu *Hoplosmia* to jsou druhy *Hoplosmia croatica*, *H. fallax*, *H. pinguis* a *H. spinulosa* (Tab. 1), do rodu *Osmia* patří 15 druhů – *Osmia andrenoides*, *O. aurulenta*, *O. balearica*, *O. bicolor*, *O. bischoffi*, *O. cinnabarina*, *O. ferruginea*, *O. jason*, *O. melanura*, *O. notata*, *O. rufohirta*, *O. rutila*, *O. sybarita*, *O. versicolor*, *O. viridana* (Tab. 2 - 3), do rodu *Protosmia* patří

*Protosmia exenterata*, *P. glutinosa*, *P. paradoxa* a do rodu *Rhodanthidium* patří *Rhodanthidium septemdentatum*, *R. siculum* a *R. stiticum* (Tab. 4).

Poté na základě dat z tabulky byla matrix hnízdních znaků manuálně přeformátována do Fasta formátu. Maximálně věrohodný (Maximum Likelihood) fylogenetický strom byl poté konstruován v programu IqTree (Nguyen *et al.* 2014) s modelem MK (pravděpodobnost změny je rovná pro všechny znaky). Strom byl vizuálně zpracován programem FigTree (<https://github.com/rambaut/figtree/tree/master/release/common>).

**Tabulka 1: Znaký hnízdního chování u rodu *Hoplitis* a *Hoplosmia***

**Poznámka:** polarizace: **1** - odvozený znak; **0** - primitivní znak; **x** - nelze rozhodnout  
ostatní: **1** – ano; **0** – ne; **?** – nelze rozhodnout

	Polarizace	<i>Hoplitis fertoni</i>	<i>Hoplitis zandeni</i>	<i>Hoplosmia croatica</i>	<i>Hoplosmia fallax</i>	<i>Hoplosmia pinguis</i>	<i>Hoplosmia spinulosa</i>
Ulity - generalista	x	?	?	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
S ulitou manipuluje	x	<b>1</b>	<b>1</b>	0	0	0	0
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	0	0	0	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>
Ulitu skrývá pod kameny	x	0	0	<b>1</b>	0	0	0
Ulitu skrývá do země	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu skrývá pod drny	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu zakrývá předměty	x	0	0	0	0	0	0
Na ulitě tvoří skvrny	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	?	<b>0</b>	0
Ulitu natírá hmoutou z rozžvýkaných listů	<b>1</b>	0	0	0	?	0	0
Stavební materiál je pryskyřice	x	0	0	0	0	0	0
Stavební materiál je listová hmota	x	0	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
Stavebním materiálem je písek	x	0	<b>1</b>	0	0	0	0
Stavebním materiálem je hlína	x	<b>1</b>	0	0	0	0	0
Prázdné komůrky	<b>1</b>	?	<b>1</b>	?	?	?	0
Naplněné komůrky	<b>1</b>	?	?	?	?	?	0
Žádná prázdná komůrka	x	?	0	?	?	?	<b>1</b>
Jedna plodová komůrka	<b>1</b>	0	0	<b>1</b>	0	0	<b>1</b>
Až dvě plodové komůrky	x	0	<b>1</b>	0	0	0	<b>1</b>
Až čtyři a více plodových komůrek	0	<b>1</b>	0	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	0
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	<b>1</b>	<b>1</b>	?	?	?	<b>1</b>
Polylektický druh	x	0	<b>1</b>	0	<b>1</b>	0	0
Oligolektický druh	x	<b>1</b>	0	<b>1</b>	0	<b>1</b>	<b>1</b>
Striktně monolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	<b>1</b>	?	?	?	?	?	<b>1</b>
Hnízdí pouze v ulitách	<b>1</b>	?	?	?	?	?	<b>1</b>



**Tabulka 2: Znaky hnízdního chování u rodu *Osmia***

**Poznámka:** polarizace: **1** - odvozený znak; **0** - primitivní znak; **x** - nelze rozhodnout  
ostatní: **1** – ano; **0** – ne; **?** – nelze rozhodnout

	Polari- zace	<i>Osmia</i> <i>andrenoides</i>	<i>Osmia</i> <i>aurulenta</i>	<i>Osmia</i> <i>balearica</i>	<i>Osmia</i> <i>bicolor</i>	<i>Osmia</i> <i>bischoffi</i>	<i>Osmia</i> <i>cinnabarina</i>	<i>Osmia</i> <i>ferruginea</i>	<i>Osmia</i> <i>jason</i>
Ulity - generalista	x	<b>1</b>	<b>1</b>	?	<b>1</b>	?	?	<b>1</b>	?
S ulitou manipuluje	x	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	?	?	<b>1</b>	<b>0</b>
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	?	?	<b>0</b>	<b>0</b>
Ulitu skrývá pod kameny	x	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	?	?	<b>0</b>	<b>0</b>
Ulitu skrývá do země	x	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	?	?	<b>0</b>	<b>1</b>
Ulitu skrývá pod drny	x	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	?	?	<b>0</b>	<b>0</b>
Ulitu zakrývá předměty	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	?	?	<b>0</b>	<b>0</b>
Na ulitě tvoří skvrny	x	<b>1</b>	<b>1</b>	?	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
Ulitu natírá hmoutou z rozžvýkaných listů	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	?	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
Stavební materiál je pryskyřice	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Stavební materiál je listová hmota	x	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
Stavebním materiálem je písek	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Stavebním materiálem je hlína	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Prázdňé komůrky	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	?	<b>0</b>	?	?	?	<b>1</b>
Naplňené komůrky	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	?	<b>1</b>	?	?	<b>1</b>	<b>1</b>
Žádná prázdňá komůrka	x	<b>0</b>	<b>1</b>	?	<b>0</b>	?	?	<b>0</b>	<b>0</b>
Jedna plodová komůrka	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	?	<b>0</b>	?	<b>0</b>
Až dvě plodové komůrky	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	?	<b>0</b>	?	<b>1</b>
Až čtyři a více plodových komůrek	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	?	<b>0</b>	?	<b>0</b>
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	<b>1</b>	<b>1</b>	?	<b>1</b>	?	?	?	?
Polylektický druh	x	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
Oligolektický druh	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Striktně monolektický druh	x	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
Ulitu zpětně kontrolují	<b>1</b>	?	?	?	<b>1</b>	?	?	?	?
Hnízdí pouze v ulitách	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	?	<b>0</b>	<b>1</b>	?

**Tabulka 3: Znaký hnízdního chování u rodu *Osmia***

**Poznámka:** polarizace: **1** - odvozený znak; **0** - primitivní znak; **x** - nelze rozhodnout  
ostatní: **1** – ano; **0** – ne; **?** – nelze rozhodnout

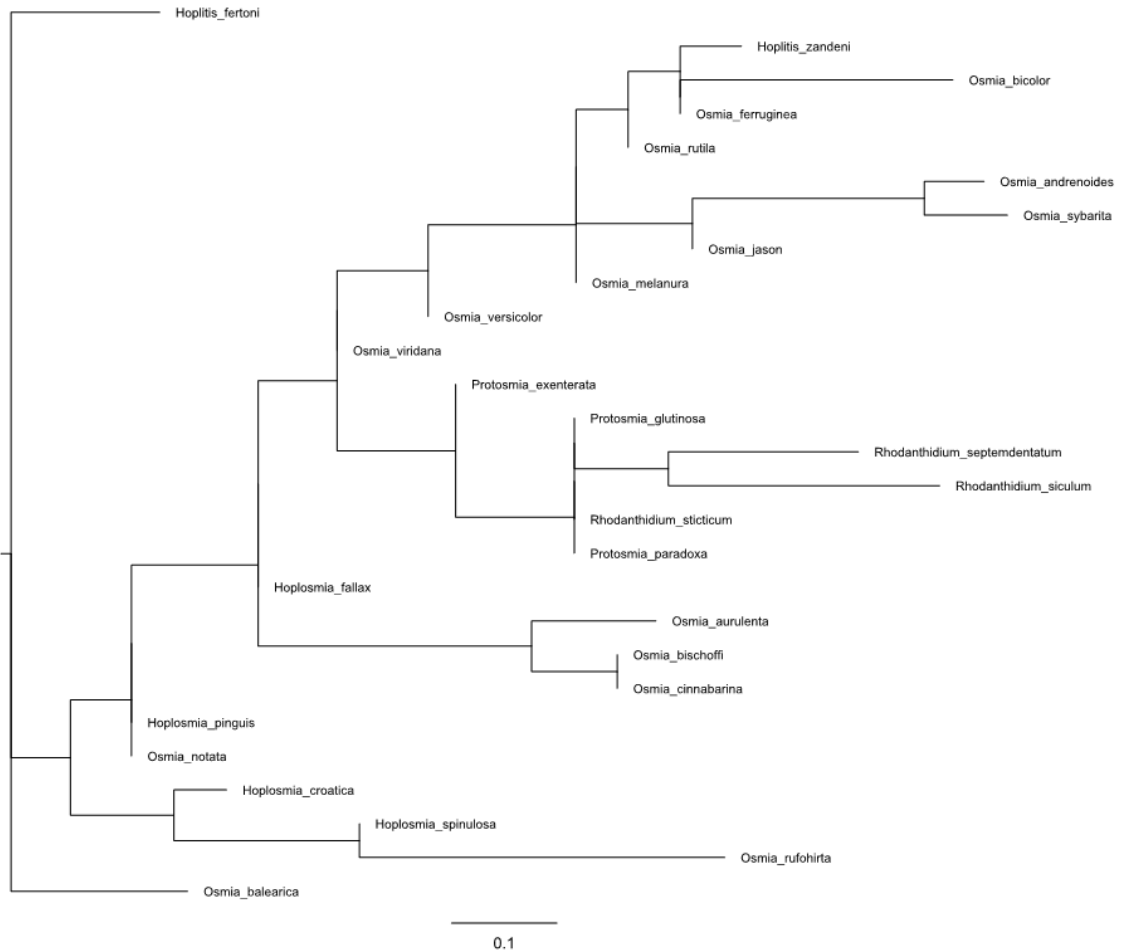
	Polari- zace	<i>Osmia melanura</i>	<i>Osmia notata</i>	<i>Osmia rufohirta</i>	<i>Osmia rutila</i>	<i>Osmia sybarita</i>	<i>Osmia versicolor</i>	<i>Osmia viridana</i>
Ulity - generalista	x	?	?	1	?	?	?	?
S ulitou manipuluje	x	0	?	1	1	0	0	0
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	0	?	0	0	0	0	?
Ulitu skrývá pod kameny	x	0	?	1	0	0	0	?
Ulitu skrývá do země	x	1	?	0	1	0	?	?
Ulitu skrývá pod drny	x	0	?	1	0	1	0	?
Ulitu zakrývá předměty	x	0	?	0	0	0	0	?
Na ulitě tvoří skvrny	x	0	0	0	0	?	?	?
Ulitu natírá hmoutou z rozžvýkaných listů	1	0	0	1	0	?	?	?
Stavební materiál je pryskyřice	x	0	0	0	0	0	0	0
Stavební materiál je listová hmota	x	1	1	1	1	1	1	1
Stavebním materiálem je písek	x	0	0	0	0	0	0	0
Stavebním materiálem je hlína	x	0	0	0	0	0	0	0
Prázdňé komůrky	1	?	?	1	?	?	?	?
Naplňňé komůrky	1	?	?	0	1	?	1	1
Žádná prázdňá komůrka	x	?	?	0	0	?	0	0
Jedna plodová komůrka	1	?	0	1	?	1	0	0
Až dvě plodové komůrky	x	?	0	1	?	0	0	0
Až čtyři a více plodových komůrek	0	?	1	0	?	0	1	1
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	?	?	1	?	?	?	?
Polylektický druh	x	1	0	0	1	1	1	1
Oligolektický druh	x	0	1	1	0	0	0	0
Striktně monolektický druh	x	0	0	0	0	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	1	?	?	?	?	?	?	?
Hnízdí pouze v ulitách	1	1	0	1	?	?	1	0

**Tabulka 4: Znaký hnízdního chování u rodu *Protosmia* a *Rhodanthidium***

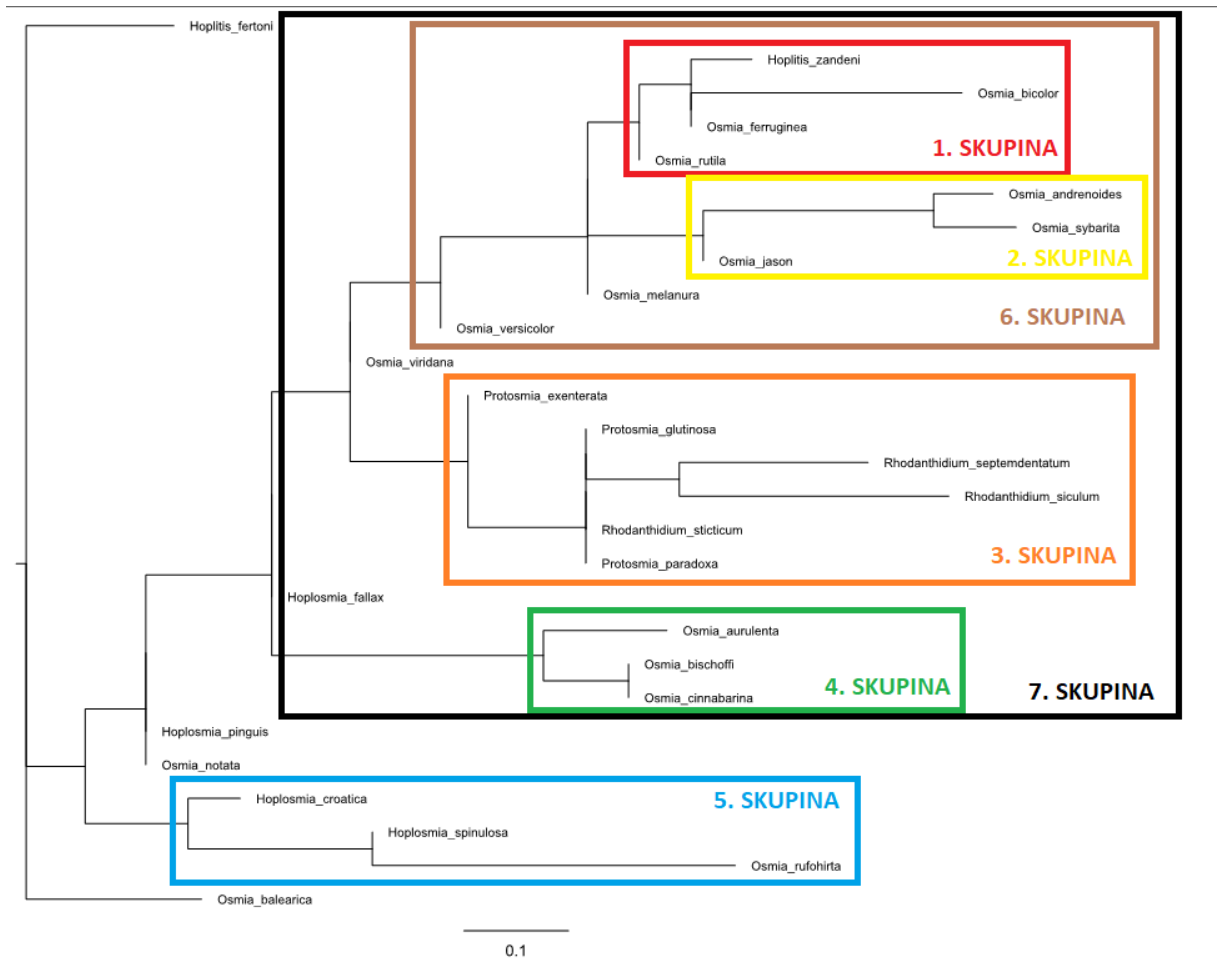
**Poznámka:** polarizace: **1** - odvozený znak; **0** - primitivní znak; **x** - nelze rozhodnout  
ostatní: **1** – ano; **0** – ne; **?** – nelze rozhodnout

	Polari- zace	<i>Protosmia exenterata</i>	<i>Protosmia glutinosa</i>	<i>Protosmia paradoxa</i>	<i>Rhodanthidium septemdentatum</i>	<i>Rhodanthidium siculum</i>	<i>Rhodanthidium sticticum</i>
Ulity - generalista	x	?	?	?	1	1	1
S ulitou manipuluje	x	?	?	?	0	0	0
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	?	?	?	0	0	0
Ulitu skrývá pod kameny	x	?	?	?	0	0	0
Ulitu skrývá do země	x	?	?	?	0	1	0
Ulitu skrývá pod drny	x	?	?	?	0	1	0
Ulitu zakrývá předměty	x	?	?	?	0	0	0
Na ulitě tvoří skvrny	x	?	?	?	0	0	0
Ulitu natírá hmoutou z rozžvýkaných listů	1	?	?	?	0	0	0
Stavební materiál je pryskyřice	x	1	1	1	1	1	1
Stavební materiál je listová hmota	x	0	0	0	0	0	0
Stavebním materiálem je písek	x	0	0	0	0	1	0
Stavebním materiálem je hlína	x	0	0	0	1	0	0
Prázdňé komůrky	1	?	?	?	1	0	0
Naplňňé komůrky	1	?	?	?	0	0	1
Žádná prázdňá komůrka	x	?	?	?	0	1	0
Jedna plodová komůrka	1	0	1	?	1	1	1
Až dvě plodové komůrky	x	0	0	?	1	0	0
Až čtyři a více plodových komůrek	0	1	0	?	0	0	0
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	?	?	?	1	1	1
Polylektický druh	x	1	1	1	1	1	1
Oligolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Striktně monolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	1	?	?	?	?	?	?
Hnízdí pouze v ulitách	1	?	0	0	1	1	0

Tento strom jsem rozdělila do sedmi skupin (Obr. 7), dále jsem vytvořila tabulky znaků hnízdní biologie podle jednotlivých skupin (Tab. 5 - 9), což mi pomohlo se lépe orientovat. Tabulku pro šestou a sedmou skupinu jsem netvořila, jelikož se skládají z předešlých skupin (Obr. 7). Nakonec na základě ucelených informací jsem porovnávala dané skupiny z hlediska základních hnízdních znaků (Tab. 10).



**Obrázek 7: Strom znázorňující podobnosti a rozdíly hnízdního chování u studovaných včel hnízdicích v prázdných plítech ulitách**



Obrázek 8: Rozdělení do sedmi skupin

SKUPINA 1.	Polarizace	Hoplitis zandeni	Osmia bicolor	Osmia ferruginea	Osmia rutila
Ulity - generalista	x	?	1	1	?
S ulitou manipuluje	x	1	1	1	1
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	0	1	0	0
Ulitu skrývá pod kameny	x	0	0	0	0
Ulitu skrývá do země	x	0	0	0	1
Ulitu skrývá pod drny	x	0	0	0	0
Ulitu zakrývá předměty	x	0	1	0	0
Na ulitě tvoří skvrny	x	0	0	0	0
Ulitu natírá hmotou z rozžvýkaných listů	1	0	1	0	0
Stavební materiál je pryskyřice	x	0	0	0	0
Stavební materiál je listová hmota	x	1	1	1	1
Stavebním materiálem je písek	x	1	0	0	0
Stavebním materiálem je hlína	x	0	0	0	0
Prázdné komůrky	1	1	0	?	?
Naplněné komůrky	1	?	1	1	1
Žádná prázdná komůrka	x	0	0	0	0
Jedna plodová komůrka	1	0	1	?	?
Až dvě plodové komůrky	x	1	1	?	?
Až čtyři a více plodových komůrek	0	0	0	?	?
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	1	1	?	?
Polylektický druh	x	1	1	1	1
Oligolektický druh	x	0	0	0	0
Striktně monolektický druh	x	0	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	1	?	1	?	?
Hnízdí pouze v ulitách	1	?	1	1	?

**Tabulka 5: Znaký hnízdního chování u 1. skupiny**

**Poznámka:** polarizace: 1 - odvozený znak; 0 - primitivní znak; x - nelze rozhodnout  
ostatní: 1 – ano; 0 – ne; ? – nelze rozhodnout

SKUPINA 2.	Polarizace	Osmia andreoides	Osmia sybarita	Osmia jason
Ulity - generalista	x	1	?	?
S ulitou manipuluje	x	0	0	0
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	0	0	0
Ulitu skrývá pod kameny	x	1	0	0
Ulitu skrývá do země	x	1	0	1
Ulitu skrývá pod drny	x	1	1	0
Ulitu zakrývá předměty	x	0	0	0
Na ulitě tvoří skvrny	x	1	?	1
Ulitu natírá hmotou z rozžvýkaných listů	1	1	?	1
Stavební materiál je pryskyřice	x	0	0	0
Stavební materiál je listová hmota	x	1	1	1
Stavebním materiálem je písek	x	0	0	0
Stavebním materiálem je hlína	x	0	0	0
Prázdné komůrky	1	1	?	1
Naplněné komůrky	1	0	?	1
Žádná prázdná komůrka	x	0	?	0
Jedna plodová komůrka	1	1	1	0
Až dvě plodové komůrky	x	0	0	1
Až čtyři a více plodových komůrek	0	0	0	0
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	1	?	?
Polylektický druh	x	1	1	1
Oligolektický druh	x	0	0	0
Striktně monolektický druh	x	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	1	?	?	?
Hnízdí pouze v ulitách	1	1	?	?

**Tabulka 6: Znaký hnízdního chování u 2. skupiny**

**Poznámka:** polarizace: 1 - odvozený znak; 0 - primitivní znak; x - nelze rozhodnout  
ostatní: 1 – ano; 0 – ne; ? – nelze rozhodnout

SKUPINA 3.	Polari- zace	<i>Protosmia exenterata</i>	<i>Protosmia glutinosa</i>	<i>Rhodanthidium septemdentatum</i>	<i>Rhodanthidium siculum</i>	<i>Rhodanthidium sticticum</i>	<i>Protosmia paradoxa</i>
Ulity - generalista	x	?	?	1	1	1	?
S ulitou manipuluje	x	?	?	0	0	0	?
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	?	?	0	0	0	?
Ulitu skrývá pod kameny	x	?	?	0	0	0	?
Ulitu skrývá do země	x	?	?	0	1	0	?
Ulitu skrývá pod drny	x	?	?	0	1	0	?
Ulitu zakrývá předměty	x	?	?	0	0	0	?
Na ulitě tvoří skvrny	x	?	?	0	0	0	?
Ulitu natírá hmoutou z rozžvýkaných listů	1	?	?	0	0	0	?
Stavební materiál je pryskyřice	x	1	1	1	1	1	1
Stavební materiál je listová hmota	x	0	0	0	0	0	0
Stavebním materiálem je písek	x	0	0	0	1	0	0
Stavebním materiálem je hlína	x	0	0	1	0	0	0
Prázdňé komůrky	1	?	?	1	0	0	?
Naplněné komůrky	1	?	?	0	0	1	?
Žádná prázdňá komůrka	x	?	?	0	1	0	?
Jedna plodová komůrka	1	0	1	1	1	1	?
Až dvě plodové komůrky	x	0	0	1	0	0	?
Až čtyři a více plodových komůrek	0	1	0	0	0	0	?
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	?	?	1	1	1	?
Polylektický druh	x	1	1	1	1	1	1
Oligolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Striktně monolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	1	?	?	?	?	?	?
Hnízdí pouze v ulitách	1	?	0	1	1	0	0

Tabulka 7: Znaký hnízdňího chování u 3. skupiny

Poznámka: polarizace: 1 - odvozený znak; 0 - primitivní znak; x - nelze rozhodnout  
ostatní: 1 – ano; 0 – ne; ? – nelze rozhodnout

SKUPINA 4.	Polari- zace	<i>Osmia aurulenta</i>	<i>Osmia bischoffi</i>	<i>Osmia cinnabarina</i>	<i>Osmia aurulenta</i>	<i>Osmia bischoffi</i>	<i>Osmia cinnabarina</i>
Ulity - generalista	x	1	?	?	1	?	?
S ulitou manipuluje	x	1	?	?	1	?	?
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	1	?	?	1	?	?
Ulitu skrývá pod kameny	x	0	?	?	0	?	?
Ulitu skrývá do země	x	0	?	?	0	?	?
Ulitu skrývá pod drny	x	1	?	?	1	?	?
Ulitu zakrývá předměty	x	0	?	?	0	?	?
Na ulitě tvoří skvrny	x	1	1	1	1	1	1
Ulitu natírá hmoutou z rozžvýkaných listů	1	1	1	1	1	1	1
Stavební materiál je pryskyřice	x	0	0	0	0	0	0
Stavební materiál je listová hmota	x	1	1	1	1	1	1
Stavebním materiálem je písek	x	0	0	0	0	0	0
Stavebním materiálem je hlína	x	0	0	0	0	0	0
Prázdňé komůrky	1	0	?	?	0	?	?
Naplněné komůrky	1	0	?	?	0	?	?
Žádná prázdňá komůrka	x	1	?	?	1	?	?
Jedna plodová komůrka	1	0	?	0	0	?	0
Až dvě plodové komůrky	x	0	?	0	0	?	0
Až čtyři a více plodových komůrek	0	1	?	0	1	?	0
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	1	?	?	1	?	?
Polylektický druh	x	1	1	1	1	1	1
Oligolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Striktně monolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	1	?	?	?	?	?	?
Hnízdí pouze v ulitách	1	1	?	0	1	?	0

Tabulka 8: Znaký hnízdňího chování u 4. skupiny

Poznámka: polarizace: 1 - odvozený znak; 0 - primitivní znak; x - nelze rozhodnout  
ostatní: 1 – ano; 0 – ne; ? – nelze rozhodnout

SKUPINA 5.	Polarizace	<i>Hoplosmia croatica</i>	<i>Hoplosmia spinulosa</i>	<i>Osmia rufohirta</i>	<i>Hoplosmia croatica</i>	<i>Hoplosmia spinulosa</i>	<i>Osmia rufohirta</i>
Ulity - generalista	x	1	1	1	1	1	1
S ulitou manipuluje	x	0	0	1	0	0	1
Ulitu otáčí ústím k zemi	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu skrývá pod kameny	x	1	0	1	1	0	1
Ulitu skrývá do země	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu skrývá pod drny	x	0	0	1	0	0	1
Ulitu zakrývá předměty	x	0	0	0	0	0	0
Na ulitě tvoří skvrny	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu natírá hmotou z rozžvýkaných listů	1	0	0	1	0	0	1
Stavební materiál je pryskyřice	x	0	0	0	0	0	0
Stavební materiál je listová hmota	x	1	1	1	1	1	1
Stavebním materiálem je písek	x	0	0	0	0	0	0
Stavebním materiálem je hlína	x	0	0	0	0	0	0
Prázdné komůrky	1	?	0	1	?	0	1
Naplněné komůrky	1	?	0	0	?	0	0
Žádná prázdná komůrka	x	?	1	0	?	1	0
Jedna plodová komůrka	1	1	1	1	1	1	1
Až dvě plodové komůrky	x	0	1	1	0	1	1
Až čtyři a více plodových komůrek	0	1	0	0	1	0	0
Plodové komůrky za sebou bez mezer	x	?	1	1	?	1	1
Polylektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Oligolektický druh	x	1	1	1	1	1	1
Striktně monolektický druh	x	0	0	0	0	0	0
Ulitu zpětně kontrolují	1	?	1	?	?	1	?
Hnízdí pouze v ulitách	1	?	1	1	?	1	1

Tabulka 9: Znaký hnízdního chování u 5. skupiny

Poznámka: polarizace: 1 - odvozený znak; 0 - primitivní znak; x - nelze rozhodnout

ostatní: 1 – ano; 0 – ne; ? – nelze rozhodnout

	SKUPINA 1.	SKUPINA 2.	SKUPINA 3.	SKUPINA 4.	SKUPINA 5.	SKUPINA 6.	SKUPINA 7.
pylová specializace	polylektický	polylektický	polylektický	polylektický	oligolektický	polylektický	polylektický
komůrky před plodovými buňkami	ano	ano	x	x	x	asi ano	x
manipulace s ulitou	ano	ne	asi ne	x	ne	x	x
zakrývají ulitu	x	ne	asi ne	x	ne	x	x
skvrny	ne	asi ano	asi ne	ano	ne	x	x
stavební materiál	listová hmota	listová hmota	pryskyřice	listová hmota	listová hmota	listová hmota	x
počet plodových komůrek	x	jedna až dvě	x	x	x	asi jedna až dvě	x

Tabulka 10: Základní hnízdní znaky u skupin 1. - 5.

Podrobně nyní popíšu fylogenetický strom (Obr. 6), můžeme pozorovat, že se na bázi oddělily dva druhy - *Hoplitis fertoni* a *Osmia balearica*. Od zbývajících druhů se *Hoplitis fertoni* odlišuje tím, že ke stavbě přepážek a uzávěru používá hlínu. To však nemusí být nutně důležité a může to souviset s biotopem, na jiných biotopech by druh mohl používat jiný substrát. Dále manipuluje s ulitou, avšak nevíme jak, protože znalosti hnízdní biologie tohoto druhu nejsou úplné. *Osmia balearica* staví velké množství plodových komůrek a jedná se o oligolektický druh, což je unikátní kombinace v rámci všech druhů, dále

pak tento druh po hníždění ulitu zahrabává do země. Jedná se o jediný námi studovaný druh, který má tyto tři vlastnosti současně.

Třetí větev obsahuje zbývající popisované druhy. Rozdělila se na oligolektické druhy, které v ulitě stavějí 1 - 4 plodové komůrky z listové hmoty (5. skupina), a na skupinu zahrnující polylektické druhy s dvěma oligolektickými zástupci na bázi, kteří stavějí více než čtyři plodové buňky v ulitě. Oligolektičtí generalisti s menším počtem plodových komůrek otáčejí zahnížděné ulity ústím k zemi, jedná se o druhy *Hoplosmia croatica*, *Hoplosmia spinulosa* a *Osmia rufohirta*. *Hoplosmia croatica* leží odděleně od zbývajících dvou druhů, jelikož ve své ulitě staví až 4 plodové buňky, zatímco *Hoplosmia spinulosa* a *Osmia rufohirta* maximálně dvě (Tab. 9).

Ostatní druhy jsou polylektické (7. skupina) kromě dvou oligolektických zástupců *Hoplosmia pinguis* a *Osmia notata*, kteří stojí samostatně, jelikož mají vždy velký počet plodových komůrek. Polylektičtí zástupci se dále dělí na dvě skupiny podle toho, zda na ulitě zanechávají skvrny (4. skupina) či nikoli, druh *Hoplosmia fallax* zůstal samostatně, jelikož tato informace o něm není známa (a pravděpodobně skvrny na ulitě nedělá stejně jako ostatní zástupci tohoto rodu). Do skupiny, která ulitu maskuje tím, že ji natírá rostlinnou maltou, zahrnujeme tři druhy – *Osmia aurulenta*, *Osmia bischoffi* a *Osmia cinnabarina*. *Osmia aurulenta* má velké množství plodových komůrek, zatímco u *Osmia bischoffi* a *Osmia cinnabarina* tuto informaci nevíme. Stavebním materiálem přepážek a uzávěru hnízda je u všech těchto druhů listová hmota (Tab. 8).

Skupina druhů, která ulitu nenatírá se dále dělí podle použití stavebního materiálu pro stavbu přepážek a uzávěru. Pryskyřici využívá šest druhů *Protosmia exenterata*, *Protosmia glutinosa*, *P. paradoxa*, *Rhodanthidium stiticum*, *Rhodanthidium septemdentatum* a *Rhodanthidium siculum* (3. skupina). *P. exenterata* má více než čtyři plodové komůrky, zatímco zbývající druhy mají maximálně dvě. *R. septemdentatum* a *R. siculum* využívají ke svému hníždění striktně ulity (Tab. 7).



Ze skupiny polylektických druhů využívající listovou hmotu jako stavební materiál se odděluje *Osmia versicolor*, která jako jediná ulitu neschovává, nezakrývá ani nezahrabává. Ostatní druhy se dále dělí podle toho, zda s ulitou po zahníždění manipulují. Ulitu nepřesouvá *Osmia jason*, která v ulitě staví dvě plodové komůrky a poté ji pouze zahrabává do země, dále *Osmia andrenoides* a *Osmia sybarita*, které mají pouze jednu plodovou komůrku a ulitu schovávají pod drny (2. skupina) (Tab. 6). Na bázi větve je umístěna *Osmia melanura*, která s ulitou taktéž nemanipuluje.

Poslední skupinou jsou čtyři druhy, které s ulitou manipulují. *Osmia rutila* stojí samostatně (Obr. 6), jelikož jako jediná zahrabává ulitu do země, dále sem patří druhy *Hoplosmia zandeni*, *Osmia bicolor* a *Osmia ferruginea* (1. skupina) (Tab. 5).

## DISKUSE

V České republice bylo zaznamenáno více než 600 druhů samotářských včel a jejich druhová i absolutní početnost přibývá směrem k jihovýchodu. Do této skupiny patří nenápadné malé i velké druhy, které žijí po celý život bez kontaktu s jinými jedinci, samozřejmě kromě páření. Zřejmě kvůli jejich nenápadnosti a složitému pozorování nejsou tolik často zkoumány, i když jsou téměř stejně tak významné jako často zkoumaná *Apis mellifera*. Pokud chceme popsat hnízdní biologii samotářských včel hnízdících v ulitách plžů, musíme včelu nejdříve nalézt a poté pomocí pozorování v přírodě zjistit znaky hnízdního chování, což není díky rychlosti letu včely jednoduché. Samotné hledání hnízd je většinou velmi složité a rozebírání ulit patří také mezi složité úkony, jelikož jsou velmi křehké a můžeme ji snadno poškodit. Proto o řadě druhů víme informace jen podle pozorování 1 - 2 hnízdících včel, což nemusí být úplně vypovídající vzhledem k různorodosti hnízdní biologie v rámci jednoho druhu.

Samotářské včely si zvolily ulitu ke svému hnízdění na vyprahlých a polosuchých místech, jelikož prázdné ulity nabízejí jejich obyvatelům chladné mikroklima, navíc jim slouží jako úkryt v nepříznivém počasí a před dravci (Schmidt - Nielsen *et al.* 1971, Arad *et al.* 1989). Výběr ulity k zahnízdění nezávisí na vůni, barvě, textuře ani hmotnosti, hnízdící včely reagují pouze na vnější a vnitřní tvar a velikost, proto se jedná o generalisty (Bellman 1981). V Evropě se tato hnízdní strategie vyvinula u 36 druhů čeledi Megachilidae několikrát nezávisle na sobě (O'Toole and Raw 1991, Müller 1994, Müller 2016b), většina z nich patří do rodu *Osmia* (Tricarico & Gherardi 2006, Verecken & Goff 2012), dále do rodů *Hoptilis*, *Hoplosmia*, *Protosmia* a do rodu *Rhodanthidium*, který je těmto rodům jen vzdáleně příbuzný (Müller 2016b). Tyto druhy jsou si v mnohém podobné, avšak i variabilní, hlavně v jejich hnízdním chování. V ulitě zpravidla stavějí lineární řady buněk, do kterých umísťují pylový bochník a na něj pokládají svá vejce (Verecken *et al.* 2006). Samice sbírají pyl buď na určitých rostlinách (oligolektický druh) nebo na všech rostlinách v okolí (polylektický druh). V 85 % včela při tvorbě pylového bochníku sbírá pyl na více než 30 rostlinách (Müller

1994, Müller *et al.* 1997). Zničení habitatů moderní zemědělskou technikou může vést k lokálnímu vyhynutí druhu, hlavně u oligolektických druhů, počet druhů hostitelských rostlin nesmí klesnout pod určitou prahovou hodnotu v rámci rozsahu letu samice (150–600 metrů) od jejího hnízda (Gathmann & Tschardt 2002). Toto tvrzení podpořilo i zjištění, že více vymírají včely s větší průměrnou hmotností těla, které potřebují pyl z většího množství druhů rostlin (Larsen *et al.* 2005).

Stavebním materiálem buněk, přepážek a uzávěru je listová hmota, pryskyřice nebo hlína (O'Toole & Raw 1991), jedná se o různé metody hnízdění a nelze rozhodnout o jejich polarizaci. Předpokládá se, že primární funkci dělicích přepážek a hnízdního uzávěru je fyzické odehnání dravého a parazitujícího hmyzu, který by zničil jejich potomstvo (Cane *et al.* 2007). Parazitoidů, kleptoparazitoidů a predátorů je opravdu velké množství a samotářské včely musí stále vymýšlet nové ochranné strategie. Mezi tyto strategie patří tvorba prázdných nebo naplněných komůrek před plodovými buňkami. Znakem pro specializovanější druhy je málo hnízdních komůrek a prázdné komůrky před plodovými, asi nejspecializovanější včela je *Osmia bicolor* (komůrky naplněné kamínky, jedna až dvě hnízdní komůrky, zakrývají ulity), na rozdíl od primitivně hnízdící *O. aurulenta* (bez prázdných nebo nehnízdnicích komůrek, hodně hnízdních komůrek v ulitě, ulitu nezakrývají). Zajímavým faktem je, že studované druhy patří mezi břichosběrné včely, které v porovnání s nohosběrnými sbírají pyl méně efektivně, což je nutí létat mezi hnízdem a květy s větší frekvencí. Výhodou je, že kratší interval příletů dává menší prostor parazitům nehlídaných hnízd, ale naproti tomu musí tyto včely navštívit až desetkrát více květů než jejich nohosběrné příbuzné. Proto jsou považovány za velmi výkonné opylovače (Macek *et al.* 2010). Charakteristický znak starosti o potomstvo je polepování ulity malými kousky rostlinné hmoty, stavění příčných přepážek z rozžvýkaných listů, otáčení nebo válcování ulity (Bellman 1981) a schovávání ulity pomocí jehličí, větviček, drobných úlomků rostlin nasbíraných v okolí (Verecken & Le Goff 2012) nebo pod kámen, který ji chrání (*Osmia bicolor*

nebo *Osmia aurulenta*). Jiné druhy mohou zahrabávat ulitu do písečného podkladu či trhlin v zemi (*Osmia sybarita*) (Müller 2016b).

Na rozdíl od eusociálních druhů mají samotářské včely menší toleranci pro okolní podmínky jako je teplota, rychlost větru a počet denních hodin, což znamená, že se pro jejich ochranu musí uplatňovat jiná škála technik. Avšak pravidla pro ochranu včel jsou stejná pro všechny včely, což má negativní důsledek na populaci včel samotářek. Pokud budeme samotářské včely chránit, přínosem nám bude lepší zemědělství a zvýšení biodiverzity v neupravené krajině (Laursen 2015).

## ZÁVĚR

- V rámci skupiny Hymenoptera–Aculeata hnízdí v prázdných ulitách 3 skupiny nezávisle na sobě - Megachilidae, Pompilidae a Vespidae
- Ze skupiny Pompilidae to jsou zástupci z rodu *Auplopus* (*Auplopus carbonarius*) a rodu *Anoplius* (*Anoplius nigerrimus*)
- Ze skupiny Vespidae to jsou některé druhy z rodu *Leptochilus* (*Leptochilus alpestris*) a *Quartinia*
- V čeledi Megachilidae hnízdí v ulitách 36 druhů evropských včel, které patří do dvou tribů – Anthidiini a Osmiini
- Do tribu Anthidiini patří rod *Afranthidium* (*A. capicola*) a *Rhodanthidium* (*R. infuscatum*, *R. septemdentatum*, *R. siculum* *R. sticticum*)
- V tribu Osmiini hnízdí v ulitách zástupci rodů *Hoplitis*, *Hoplosmia*, *Osmia*, *Protosmia* a *Wainia*
- V rodě *Hoplitis* nalezneme dva druhy *Hoplitis fertoni* a *Hoplitis zandeni* hnízdící v ulitách
- V rodě *Hoplosmia* hnízdí v ulitách plžů *Hoplosmia croatica*, *H. fallax*, *H. pinguis* a *H. spinulosa*
- V rodě *Osmia* je 5 podrodů, v podrodě *Allosmia* (*Osmia bischoffi*, *O. melanura*, *O. rufohirta*, *O. rutila* a *O. sybarita*) a *Neosmia* (*Osmia bicolor*, *O. cinnabarina*, *O. jason* a *O. sybarita*) všichni zástupci hnízdí v prázdných plžích ulitách, podrod *Erythrosmia* (*Osmia andrenoides*) obsahuje zástupce, kteří hnízdí v ulitách striktně, podrod *Pyrosmia* (*Osmia ferruginea*, *O. versicolor* a *O. viridana*) a *Helicosmia* (*Osmia aurulenta*, *O. balearica*, *O. clypearis*, *O. melanogaster*, *O. notata* a *O. tunensis*) obsahuje část zástupců hnízdící v prázdných plžích ulitách a část tak nehnízdících
- V rodě *Protosmia* nalezneme 5 druhů, které hnízdí v prázdných ulitách plžů – *Protosmia exenterata*, *P. glutinosa*, *P. paradoxa*, *P. sideritis*, *P. tauricola*

## LITERATURA

Agnoli, G.L. & Rosa P. (2018a): *Chrysis analis* Spinola, 1808. Web sites: <http://www.chrysis.net/database/> (poslední přístup 19. 02. 2018)

Agnoli, G.L. & Rosa, P. (2018b): *Chrysurus hirsuta* (Gerstaecker, 1869). Web sites: <http://www.chrysis.net/database/> (poslední přístup 19. 02. 2018)

Alfken, J.D. (1914): Beitrag zur Kenntnis der Bienenfauna von Algerien. *Mémoires de la Société Entomologique Belgique*, 22, 185 - 237.

Almeida, E.A. (2008): Colletidae nesting biology (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39(1), 16 - 29.

Amiet, F. & Krebs, A. (2012): *Bienen Mitteleuropas - Gattungen, Lebensweise, Beobachtung*. Haupt Verlag, Bern, Stuttgart, Wien, 424 pp.

Amiet, F., Herrmann, M., Müller, A. and Neumeyer, R. (2004): Apidae 4: *Anthidium, Chelostoma, Coelioxys, Dioxys, Heriades, Lithurgus, Megachile, Osmia, Stelis*. Fauna Helvetica. Vol. 9. Centre Suisse de Cartographie de la Faune (CSCF)/Schweizerische Entomologische Gesellschaft (SEG), 274 pp.

Atanassov, N. (1938): Eine neue *Osmia* - Art (Hymenoptera) der bulgarischen Fauna. *Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlichen Instituten in Sofia*, 11, 180 - 181.

Balzan, M.V., Rasmont, P., Kuhlmann, M., Dathe, H., Pauly, A., Patiny, S., Terzo, M. and Michez, D. (2016): The bees (Hymenoptera: Apoidea) of the Maltese Islands. *Zootaxa*, 4162, 225 - 244.

Banaszak, J. & Romasenko, L. (2001): *Megachilid bees of Europe (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae)*. Second edition. Bydgoszcz University, Bydgoszcz, 239 pp.

Batra, S. W. (1984): Solitary bees. *Scientific American*, 250(2), 120 - 127.

Bellmann, H. (1981): Zur Ethologie mitteleuropäischer Bauchsammlerbienen (Hymenoptera, Megachilidae): *Osmia bicolor*, *O. aurulenta*, *O. rufohirta*, *Anthidium punctatum*, *Anthidiellum strigatum*, *Trachusa byssina*. *Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege Baden - Württemberg*, 53/54, 477 - 540.

Bennett, F.D. (1966): Notes on the biology of *Stelis* (Odontostelis) *bilineolata* (Spinola), a parasite of *Euglossa cordata* (Linnaeus) (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Journal of the New York Entomological Society*, 74(2), 72 - 79.

Benoist, R. (1931): Les osmies de la faune française (Hymenopt. Apidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 100, 23 - 60.

Browne, F.B. (1922): On the life - history of *Melittobia acasta*, Walker; a chalcid parasite of bees and wasps. *Parasitology*, 14(3 - 4), 349 - 370.

Bogusch, P. (2003a): Biologie vybraných druhů kleptoparazitických včel. (Hymenoptera: Apocrita, Apoidea). Univerzita Karlova v Praze, diplomová práce, 111 pp. (nepublikovaný manuskript)

Bogusch, P. (2003b): Host foraging behaviour and distribution of six species of cleptoparasitic bees of the subfamily Anthophorinae (Hymenoptera: Apidae). *Acta Societas Zoologicae Bohemicae*, 67, 65 - 70.

Bogusch, P. (2005): Biology of the cleptoparasitic bee *Epeoloides coecutiens* (Hymenoptera: Apidae: Osirini). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 78(1), 1 - 12.

Bogusch, P., Kratochvíl, L., Straka, J. (2006): Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: Sphecodes) are species - specialist at the individual level. *Behavioral ecology and sociobiology*, 60, 422 - 429.

Bogusch P., Roháček J., Baňář P., Astapenková A., Kouklík O., Pech P., Janšta P., Heller K., Hlaváčková L., Heneberg P. in press: The presence of high numbers of

empty shells in anthropogenic habitats is insufficient to attract shell adopters among the insects. *Insect Conservation and Diversity*: submitted.

Bonelli, B. (1968): Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XXVII contributo. *Studi Trentini di Scienze Naturali, B*, 45, 31 - 41.

Bonelli, B. (1972): Osservazioni biologiche sugli imenotteri melliferi e predatori della Val di Fiemme. XXXIX. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia della Università degli Studi di Bologna*, 31, 1 - 11.

Bosch, J., & Blas, M. (1994). Foraging behaviour and pollinating efficiency of *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* on almond (Hymenoptera, Megachilidae and Apidae). *Applied Entomology and Zoology*, 29(1), 1 - 9.

Bosch, J., Vicens, N. and Blas, M. (1993): Analisis de los nidos de algunas Megachilidae nidificantes en cavidades preestablecidas (Hymenoptera, Apoidea). *Orsis*, 8, 53 - 63.

Brechtel, F. (1986): Die Stechimmenfauna des Bienwaldes und seiner Randbereiche (Südpfalz) unter besonderer Berücksichtigung der Ökologie kunstnestbewohnender Arten. *Pollichia - Buch*, 9, 1 - 282.

Cane, J.H. (1981): Dufour's gland secretions in the cell linings of bees. *Journal of Chemical Ecology*, 7, 403-410.

Cane, J.H. 1983: Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by kleptoparasitic *Nomada* bees. *Animal Behavior*, 31, 127 - 135.

Cane, J.H. (1991): Soils of ground - nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) - texture, moisture, cell depth and climate. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 64, 406 - 413.

Cane, J.H., Griswold, T. and Parker, F.D. (2007): Substrates and materials used for nesting by North American *Osmia* bees (Hymenoptera: Apiformes: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 100, 350 - 358.



- Celary, W. (1995): Redescription of male *Stelis odontopyga* Noskiewicz, 1925 (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Acta zoologica cracoviensia*, 38(2), 201 - 203.
- Cusumano, A., González, J.M., Colazza, S., Vinson, S.B. (2012): First report of *Melittobia australica* Girault in Europe and new record of *M. acasta* (Walker) for Italy. *ZooKeys*, (181), 45.
- Dalla Torre, C.G. (1892): *Catalogus hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus*. Volumen VI, Chrysididae (Tubulifera), Lipsiae, 118 pp.
- Danforth, B. N., Cardinal, S., Praz, C., Almeida, E. A., & Michez, D. (2013): The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annual review of Entomology*, 58, 57 - 78.
- De Jong, Y. *et al.* (2014): Fauna Europaea - all European animal species on the web. Web sites: <https://fauna-eu.org> (Dostupné 26. 2. 2018)
- Ducke, A. (1900): Die Bienengattung *Osmia* Panz. als Ergänzung zu Schmiedeknecht's "Apidae europaeae" Vol. II in ihren palaeartischen Arten monographisch bearbeitet. *Bericht des Naturwissenschaftlich - Medizinischen Vereins in Innsbruck*, 25, 1 - 323.
- Du Merle, P. (1972a): Quelques données sur la biologie des Dipteres Bombyliidae. *Bulletin de la Societe entomologique de France*, 77, 190 - 201.
- Dusmet, J.M. (1908): Los «Ápidos» de España. III. Gén. *Anthidium*. *Memorias de la Real Sociedad española de Historia Natural*, 5, 153 - 214.
- Dvořák, L. & Straka, J. (2007): Vespoidea: Vespidae (vosovití). pp. 171 - 190. In: Bogusch, P., Straka, J., Kment, P. (eds.): Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum*, 11, 300 pp.

- Edwards, M. (2012): *Osmia spinulosa* (Kirby, 1802). Web sites: <http://www.bwars.com/bee/megachilidae/osmia - spinulosa> (Dostupné 1. 3. 2018)
- Eggleton, P. & Belshaw, R. (1992): Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 337(1279), 1 - 20.
- Eickwort, G. C. (1975). Gregarious nesting of the mason bee *Hoplitis anthocopoides* and the evolution of parasitism and sociality among megachilid bees. *Evolution*, 29(1), 142 - 150.
- Eickwort, G.E. & Ginsberg, H.S. (1980): Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology*, 25, 421 - 446.
- Erbar, C. & Leins, P. (2017): Sex and breeding behaviour of the Sicilian snail - shell bee (*Rhodanthidium siculum* Spinola, 1838; Apoidea–Megachilidae): preliminary results. *Arthropod - Plant Interactions*, 11(3), 317 - 328.
- Evenhuis, N.L. & Greathead D.J. (2003): *World catalog of bee flies (Diptera: Bombyliidae)*. Web site: <http://hbs.bishopmuseum.org/bombcat/> (Dostupné 12. 3. 2018)
- Falk, S. & Lewington, R. (2015): *Field Guide to the Bees of Great Britain and Ireland*. Baydon: Bloomsbury, 432 p.
- Farkač, J., Král, D., Škorpík, M. (eds.) (2005): Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR*, Praha, 760 pp.
- Fateryga, A. V. (2013): On the nest structure in two species of the genus *Leptochilus* (Hymenoptera, Vespidae, Eumeninae). *Vestnik Zoologii*, 47(5), 62 - 66.
- Ferton, C. (1892): Sur les moeurs de quelques Hyménoptères de la Provence du genre *Osmia*. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 45, 231 - 240.

Ferton, C. (1894): Seconde note sur les moeurs de quelques Hyménoptères du genre *Osmia* Panzer principalement de la Provence. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 47, 203 - 214.

Ferton, C. (1901): Notes détachées sur l'instinct des Hyménoptères mellifères et ravisseurs avec la description de quelques espèces. *Annales de la Société entomologique de France*, 70, 83 - 148.

Ferton, C. (1905): Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (3ème série) avec la description de quelques espèces. *Annales de la Société Entomologique de France*, 74, 56 - 104, pl. 3 - 4.

Ferton, C. (1908): Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (4ème série) avec la description de quelques espèces. *Annales de la Société Entomologique de France*, 77, 535 - 586.

Ferton, C. (1914): Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (8ème série) avec la description de quelques espèces nouvelles. *Annales de la Société Entomologique de France*, 83, 81 - 119, pl. III - V.

Ferton, C. (1920): Notes détachées sur l'instinct des hyménoptères mellifères et ravisseurs (9ème série) avec la description de deux espèces nouvelles. *Annales de la Société Entomologique de France*, 89, 329 - 375.

Field, J. (1992): Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest - building wasps and bees. *Biological Review*, 67, 79 - 126.

Frey - Gessner, E. (1905): Die F. Chevrier'schen *Heriades*. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 11, 102 - 102.

Friese, H. (1891): Osmien - Studien. *Entomologische Nachrichten (Berlin)*, 17, 257 - 267.

Friese, H. (1911): Apidae I. Megachilinae. *Das Tierreich*, 28, 1 - 440.

Frohlich, D.R. (1983): On the nesting biology of *Osmia* (*Chenosmia*) *bruneri*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 56, 123–130.

Frohlich, D.R. & Parker, F.D. (1983): Nest building behavior and development of the sunflower leafcutter bee: *Eumegachile* (*Sayapis*) *pugnata* (Say) (Hymenoptera: Megalilidae). *Psyche*, 90, 193–209.

Garófalo C. A. & Rozen J. G. Jr. (2001): Parasitic behavior of *Exaerete smaragdina* with descriptions of its mature oocyte and larval instars (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *American Museum Novitates*, 3349, 1 - 26.

Gathmann, A. & Tschardt, T. (2002): Foraging ranges of solitary bees. *Journal of animal ecology*, 71(5), 757 - 764.

Gess, F.W. & Gess, S.K. (1999): The use by wasps, bees and spiders of shells of *Trigonephrus* Pilsb. (Mollusca: Gasteropoda: Dorcasiidae) in desertic winter - rainfall areas in southern Africa. *Journal of Arid Environments*, 43, 143 - 153.

Gess, S.K. and Gess, F.W. (2008): Patterns of usage of snail shells for nesting by wasps (Vespidae: Masarinae and Eumeninae) and bees (Megachilidae: Megachilinae) in Southern Africa. *Journal of Hymenoptera Research*, 17, 86 - 109.

Gess, F.W. and Gess, S.K. (2010): Pollen wasps and flowers in southern Africa. SANBI Biodiversity Series (South African National Biodiversity Institute, Pretoria) 18: 1–147.

Giraud, J. (1871): Description d'hyménoptères nouveaux avec l'indication des mœurs de la plupart d'entre eux et remarques sur quelques espèces déjà connues. *Annales de la Société Entomologique de France*, series 5, 1, 389 - 419.

Gogala, A. (1999): Bee fauna of Slovenia: Checklist of species (Hymenoptera: Apoidea). *Scopolia*, 42, 1 - 79.

Goldenberg, S., Arad, Z., Heller, J. (1989): Resistance to desiccation and distribution patterns in the land snail *Sphincterochila*. *Journal of Zoology*, 218(3), 353 - 364.

González, J. M. & Matthews, R. W. (2002): Development and sex ratio of *Melittobia australica* and *M. digitata* (Hymenoptera: Eulophidae) on *Megachile rotundata* (Hymenoptera: Megachilidae) and *Trypoxylon politum* (Hymenoptera: Sphecidae). *Great Lakes Entomologist*, 35(1), 85 - 92.

Graeffe, E. (1902): Die Apiden - Fauna des österreichischen Küstenlandes. *Verhandlungen des zoologisch - botanischen Vereins Wien*, 52, 113 - 135.

Grandi, G. (1959): Contributi alla conoscenza degli Imenotteri Aculeati. XXVIII. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia di Bologna*, 23, 239-292.

Grandi, G. (1961): Studi di un entomologo sugli imenotteri superiori. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia dell'Università di Bologna*, 25, 1 - 659.

Gonzalez, V.H., Griswold, T., Praz, C.J. and Danforth, B.N. (2012): Phylogeny of the bee family Megachilidae (Hymenoptera: Apoidea) based on adult morphology. *Systematic Entomology*, 37, 261 - 286.

Grozdanic, S. (1971): Biologische Untersuchungen an *Osmia (Helicosmia)* nov. spec. aff. *gracilicornis* (Pérez) (Apoidea, Hymenoptera). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle Belgrade*, série B, 26, 5 - 23.

Grozdanic, S. (1971): Biologische Untersuchungen an *Osmia (Helicosmia)* nov. spec. aff. *gracilicornis* (Pérez) (Apoidea, Hymenoptera). *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle Belgrade*, série B, 26, 5 - 23.

Haeseler, V. (1982): Zur Bionomie der Küstendünen bewohnenden Biene *Osmia maritima* Friese (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Zoologisches Jahrbuch für Systematik*, 109, 117 - 144.

Haeseler, M.P. (1989): Should art - therapists create artwork alongside their clients. *American Journal of Art Therapy*, 27(3), 70 - 79.

Haeseler, V. (1997): *Osmia rutila*, a wild bee occurring in the coastal area of the southwest Mediterranean where it is now in danger of extinction, pp. 169 -

183, In: Garcia Nova, F., Crawford, R. M. M., Diaz Barradas, M. C. (eds.): *The ecology and conservation of European dunes*. Ciencias, Univ. Sevilla, 183 pp.

Haeseler, V. (2005): *Osmia chrysolepta* sp. nov., a new bee of the subgenus *Hemiosmia* Tkalcu, 1975 with notes on the identification and distribution of species closely related to *O. (Hemiosmia) balearica* Schmiedeknecht, 1885 (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Entomofauna (Ansfelden)*, 26, 473 - 492.

Haeseler, V. (2008): Zur Biologie der mediterranen Mauerbienen *Osmia balearica* Schmiedeknecht 1885 und *Osmia unicoloris* Pérez 1895 (Hymenoptera: Apidae). *Abhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins zu Bremen*, 46, 289 - 300.

Haider, M., Dorn, S., Sedivy, C. and Müller, A. (2013): Phylogeny and floral hosts of a predominantly pollen generalist group of mason bees (Megachilidae: Osmiini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(1), 78 - 91.

Hallett, G. M. (1956): Immediate torsion—A preliminary report of twenty - three cases. *D. Practitioner*, 7, 108 - 110.

Hohmann, H., La Roche, F., Ortega, G. and Barquin, J. (1993): Bienen, Wespen und Ameisen der Kanarischen Inseln. *Veröffentlichungen aus dem Übersee - Museum Bremen*, 12, 1 - 465, 493 - 712.

Isensee, R. (1927): A study of the male genitalia of certain Anthidiine bees. *Annals of the Carnegie Museum*, 17, 371 - 382.

Ivanov, S.P. (2006): The nesting of *Osmia rufa* (L.) (Hymenoptera, Megachilidae) in the Crimea: structure and composition of nests. *Entomological Review*, 86, 524 - 533.

Jacob – Remacle, A. (1990): *Abeilles sauvages et pollinisation*. Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat et Namur, Gembloux, 40 pp.

Khaghaninia, S., Güler, Y., Mousavi, M. (2010): Megachilids bees (Hymenoptera: Apoidea) of Aynali forests with four new records for Iran. *Munis Entomology & Zoology*, 5, 890 - 895.

Kronenberg, S., Hefetz, A. (1984): Role of labial glands in nesting behaviour of *Chalicodoma sicula* (Hymenoptera; Megachilidae). *Physiological entomology*, 9, 175–179.

Kuhlmann, M., Ascher, J.S., Dathe, H.H., Ebmer, A.W., Hartmann, P., Michez, D., Müller, A., Patiny, S., Pauly, A., Praz, C., Rasmont, P., Risch, S., Scheuchl, E., Schwarz, M., Terzo, M., Williams, P.H., Amiet, F., Baldock, D., Berg, Ø., Bogusch, P., Calabuig, I., Cederberg, B., Gogala, A., Gusenleitner, F., Josan, Z., Madsen, H.B., Nilsson, A., Ødegaard, F., OrtizSanchez, J., Paukkunen, J., Pawlikowski, T., Quaranta, M., Roberts, S.P.M., Sáropataki, M., Schwenninger, H. - R., Smit, J., Söderman, G., Tomozei, B. (2017): Checklist of the Western Palaearctic Bees (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). Available from: <http://westpalbees.myspecies.info> (poslední přístup 19. 02. 2018)

Larsen, T.H., Williams, N., Kremen, C. (2005): Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, 8(5), 538 - 547.

Laursen, L. (2015): Lone rangers. *Nature*, 521(7552), S62.

Le Goff, G. (2003): Note sur la nidification d'*Hoplitis (Hoplitis) fertoni* Pérez dans la province d'Alicante (Espagne) (Hymenoptera; Apoidea, Megachilidae; Osmiini). *L'Entomologiste*, 59, 97 - 102.

Le Goff, G. (2006): Un curieux nid d'*Osmia (Osmia) rufa cornigera* Rossi (Hymenoptera; Megachilidae; Megachilini; Osmiini). *Le Bulletin d'Arthropoda*, 27, 47.

Linsenmaier, W. (1997): Die Goldwespen der Schweiz. *Veröffentlichungen aus dem Natur - Museum Luzern*, 9, 1–139.

Littman, D.R. & Pamer, E.G. (2011): Role of the commensal microbiota in normal and pathogenic host immune responses. *Cell Host & Microbe*, 10(4), 311 - 323.

Litman, J. R., Griswold, T., & Danforth, B. N. (2016): Phylogenetic systematics and a revised generic classification of anthidiine bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Molecular phylogenetics and evolution*, 100, 183 - 198.

Macek, J., Straka, J., Bogusch, P., Dvořák, L., Bezděčka, P., Tyrner, P. (2010): *Blanokřídlí České republiky: Žahadloví. I.* Academia, Praha, 524 pp.

Maeta, Y., Sakagami, S.F., Shiokawa, M. (1985): Observations on a nest aggregation of the Taiwanese bamboo carpenter bee *Xylocopa* (Biluna) tranquebarorum tranquebarorum (Hymenoptera, Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 58, 36 - 41.

Maidl, F. (1922): Beiträge zur Hymenoterfauna Dalmatiens, Montenegros und Albanien. 1. Teil: Aculeata und Chrysididae. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 35, 36 - 106.

Malyshev, S. (1968): *Genesis of the Hymenoptera and the Phases of Their Evolution*. Methuen and Co., London, 319 pp.

Maréchal, P. (1926): Etude biologique de l'*Osmia aurulenta*. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 60, 561 - 592.

Mauss, V. & Müller, A. (2016): Contribution to the bionomics of the pollen wasp *Quartinia canariensis* BLÜTHGEN, 1958 (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae) in Fuerteventura (Canary Islands, Spain). *Journal of Hymenoptera Research*, 50, 1.

Mavromoustakis, G.A. (1939): On the bees of the genera *Osmia* and *Megachile* from Cyprus (Apoidea). I. *The Annals and Magazine of Natural History (London)*, ser. 11, 3, 154 - 160.

Mavromoustakis, G.A. (1948): Further contribution to our knowledge of the bees (Hymenoptera Apoidea) of Palestine. *The Annals and Magazine of Natural History (London)*, ser. 12, 1, 213 - 224.



Mavromoustakis, G.A. (1952): On the bees (Hymenoptera, Apoidea) of Cyprus. Part III. *The Annals and Magazine of Natural History (London)*, ser. 12, 5, 814 - 843.

Medvedeva, G.S. (1978): The identification of the insects of the European part of the USSR. Vol. 3, Hymenoptera, Part 1. *Opredeliteli Faune SSSR*, 119, 3 - 584.

Michener, C.D. (1964): Evolution of the nests of bees. *American Zoologist*, 227 - 239.

Michener C.D. (1974): *The Social Behavior of the Bees: A comparative study*. Harvard University Press, Cambridge, 404 pp.

Michener, C.D. (2007): *The bees of the world*. Second edition. Johns Hopkins University Press, Baltimore and London, 953 pp.

Mikát, M. (2014): Socialní monogamie a rodičovská péče u včel rodu *Ceratina*. Katedra biologie, Univerzita Karlova v Praze, diplomová práce, 108 pp. (nepublikovaný manuskript)

Moreno - Rueda, G., Marfil - Daza, C., Ortiz - Sanchez, F.J., Melic, A. (2008): Weather and the use of empty gastropod shells by arthropods. *Annales de la Société Entomologique de France*, 44, 373 - 377.

Morgan, D. (1984): *Cuckoo - wasps (Hymenoptera, Chrysididae) (Handbooks for the Identification of British Insects Vol. 6, Part 5)*. Royal Entomological Society, London, 37 pp.

Müller, A. (1991): *Wildbienen im Schaffhauser Randen*. Neujahrsblatt der Naturforschenden Gesellschaft Schaffhausen, 43, 76pp.

Müller, A. (1992): *Osmia melanura* Morawitz, 1871, eine helicophile Bienenart aus dem Mittelmeerraum (Hymenoptera, Megachilidae). *Entomofauna*, 13, 273 - 280.

Müller, A. (1994): Die Bionomie der in leeren Schneckengehäusen nistenden Biene *Osmia spinulosa* (Kirby, 1802) (Hymenoptera, Megachilidae). *Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege Baden - Württemberg*, 68/69, 291 - 334.

Müller, A. (1996): Convergent evolution of morphological specializations in Central European bee and honey wasp species as an adaptation to the uptake of pollen from nototribic flowers (Hymenoptera, Apoidea and Masaridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 57, 235 - 252.

Müller, A. (2016a): *Hoplitis (Hoplitis) galichicae* spec. nov., a new osmiine bee species from Macedonia with key to the European representatives of the *Hoplitis adunca* species group (Megachilidae, Osmiini). *Zootaxa*, 4111, 167 - 176.

Müller, A. (2016b): Palaeartic Osmiine Bees, ETH Zürich. Web sites: <http://blogs.ethz.ch/osmiini> (Dostupné 30. 02. 2018)

Müller, A. & Mauss, V. (2016): Palaeartic *Hoplitis* bees of the subgenera *Formicapis* and *Tkalcua* (Megachilidae, Osmiini): biology, taxonomy and key to species. *Zootaxa*, 4127, 105 - 120.

Müller, A. & Trunz, V. (2014): Palaeartic osmiine bees of genera *Hofferia* and *Stenoheriades* (Megachilidae, Osmiini): biology, taxonomy and key to species. *Zootaxa*, 3765, 175 - 186.

Müller, A., Krebs, A. and Amiet, F. (1997): *Bienen: Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung*. Naturbuch Verlag, Augsburg, 384 pp.

Müller, A., Diener, S., Schnyder, S., Stutz, K., Sedivy, C., Dorn, S. (2006): Quantitative pollen requirements of solitary bees: implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. *Biological Conservation*, 130(4), 604 - 615.

Neff, J.L. (2008): Components of nest provisioning behavior in solitary bees (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39(1), 30 - 45.

Nguyen, L. T., Schmidt, H. A., von Haeseler, A., Minh, B. Q. (2014): IQ - TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum - likelihood phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 32(1), 268 - 274.

Olifir, V.N. (1980): The influence of some factors on choice of nesting sites by females of *Osmia*, pp. 121 - 122. In: Vasill' - yev, V.P. (ed.): *Researches in Entomology and Acarology in the Ukraine*. Abstracts of the 2nd congress of the Ukrainian Entomological Society, Uzhgorod, 122 pp.

O'Toole C. & Raw A. (1991): *Bees of the world*. Blandford, London, 192 pp.

Özbek, H. (2013): Distribution of the tribe Osmiini bees (Hymenoptera: Megachilidae) of Turkey. Part 1: The genera *Heriades*, *Stenoheriades*, *Hofferia* and *Hoplitis*. *Atatürk University Journal of the Agricultural Faculty*, 44, 1 - 20.

Peisl, P. (1999): Beobachtungen und Gedanken zum Verhalten von Bienen - Männchen. *Bembix*, 12, 21-25.

Peters, D.S. (1975): Über kanarische Osmiinae (Insecta: Hymenoptera: Megachilidae). *Senckenbergiana Biologica (Frankfurt)*, 56, 47 - 56.

Phillips, J.K. & Klostermeyer, E.C. (1978): Nesting behavior of *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 51, 91 - 108.

Praz, C.J., Müller, A., Danforth, B.N., Griswold, T.L., Widmer, A., Dorn, S. (2008): Phylogeny and biogeography of bees of the tribe Osmiini (Hymenoptera: Megachilidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49, 185 - 197.

Prisyazhnyuk, E. (2008): Fuzzy model of the Automated System of Module Knowledge Control, *Information Technologies and Knowledge*, 2, 465 - 468.

Popov, V.B. (1961): On the evolution of the bee genera *Protosmia* Duce and *Chelostomopsis* Ckll. (Hymenoptera, Megachilidae). *Zoologicheskij Zhurnal (Moscow)*, 40, 359 - 371.

Popovici - Baznosanu, A. (1909): Etude biologique comparative sur quelques espèces d'*Osmia*. *Archives de zoologie experimentale et generale*, 2, 1 - 26.

Potts, S.G., Vulliamy, B., Roberts, S., O'Toole, C., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P. (2005): Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 30(1), 78 - 85.

Poulin, R. (2007): *Evolutionary Ecology of Parasites*. Second edition. Princeton University Press, Princeton, 332 pp.

Proctor, M., Yeo, P., Lack, A. (1996): *The natural history of pollination*. Harper Collins Publishers, London, 477 pp.

Půžová T. (s. a): Charakteristika následujících druhů a možnosti jejich odchovu a využívání k opylování. Web sites: <http://www.sci.muni.cz/ptacek/09 - samotvcely - Puzova.htm> (poslední přístup (19. 02. 2018))

Radmacher, S. & Strohm, E. (2011): Effects of constant and fluctuating temperatures on the development of the solitary bee *Osmia bicornis* (Hymenoptera: Megachilidae). *Apidologie*, 42(6), 711 - 720.

Raw, A. (1972): The biology of the solitary bee *Osmia rufa* (L.) (Megachilidae). *Transactions of the Royal Society of London*, 124, 213 - 229.

Rightmyer, M.G., Griswold, T. and Brady, S.G. (2013): Phylogeny and systematics of the bee genus *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae) with emphasis on North American *Melanosmia*: subgenera, synonymies and nesting biology revisited. *Systematic Entomology*, 38, 561 - 576.

Rosa, P. (2006): I Crisidi della Valle d'Aosta (Hymenoptera, Chrysididae). *Monografie del Museo Regionale di Scienze Naturali*, 6. St. - Pierre, Aosta, 6, 1 - 368 pp.

Rosypal S. (ed.) (2003): *Nový přehled biologie*. Scientia, Praha, 797 pp.

Rozen J.G. (1991): Evolution of cleptoparasitism in Anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and first instars (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates*, 3029: 1 - 36.

Rozen J.G. (2008): Biology and immature stages of the bee *Nomioides patruelis* (Halictidae: Halictinae: Nomioidini) and of its cleptoparasite, *Chiasmognathus pashupati* (Apidae: Nomadinae: Ammobatini), with a preliminary phylogeny of the Halictidae based on mature larvae (Apoidea). *American Museum Novitates*, 3604: 1 - 23.

Rozen, J.G., Eickwort, K.R., Eickwort, G.C. (1978): The bionomics and immature stages of the cleptoparasitic bee genus *Protepeolus* (Anthophoridae, Nomadinae). *American Museum Novitates*, 2640, 1 - 24.

Rozen, J.G. & Snelling, R.R. (1986): Ethology of the bee *Exomalopsis nitens* and its cleptoparasite (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the New York Entomological Society*, 94, 480 - 488.

Rozen, J. G. & McGinley, R. J. (1991): Biology and larvae of the cleptoparasitic bee *Townsendiella pulchra* and nesting biology of its host *Hesperapis larreae* (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum novitates*; 3005, 1 - 11.

Rozen, J.G. & Özbek H. (2005): Egg deposition of the cleptoparasitic bee *Dioxys cincta* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 78, 221 - 226.

Salt, R.W. (1961): Principles of insect cold - hardiness. *Annual review of entomology*, 6(1), 55 - 74.

Saunders, E. (1908): Hymenoptera aculeata collected in Algeria by the Rev. A.E. Eaton, M.A., F.E.S. and the Rev. Francis David Morice, M.A., F.E.S. Part III. Anthophila. *Transactions of the Entomological Society of London*, 1908, 177 - 274.

Scheuchl, E. (1996): *Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs*. Vol. 2, *Megachilidae - Melittidae*. Erwin Scheuchl, Velden, Germany, 116 pp.

Scheuchl, E. & Willner, W. (2016): *Taschenlexikon der Wildbienen Mitteleuropas: alle Arten im Porträt*. Quelle & Meyer Verlag, 917 pp.

Schmiedeknecht, O. (1885 - 1886): *Apidae Europaeae (Die Bienen Europa's) per Genera, Species et Varietates*. Vol. 2. Friedländer, Berlin, 205 pp.

Sedivy, C., Dorn, S., Widmer, A. and Müller, A. (2013a): Host range evolution in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae): the Boraginaceae - Fabaceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108, 35 - 54.

Sedivy, C., Dorn, S. and Müller, A. (2013b): Evolution of nesting behaviour and kleptoparasitism in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108, 349 - 360.

Seguy, E. (1926): Dipteres (Brachyceres). *Faune de France*, 13, 1 - 414.

Schmidt - Nielsen, K., Taylor, C.R., Shkolnik, A. (1971). Desert snails: problems of heat, water and food. *Journal of Experimental Biology*, 55: 385 - 398.

Sick, M., Ayasse, M., Tengö, Engels, W., Lübke, G., Francke, W. (1994): Host - parasite relationship in six species of Sphecoides bees and their Halictid hosts: Nest intrusion, intranidal behavior, and Dufour's gland volatiles (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior*, 7: 101 - 117.

Smith, F. (1862): Notes on Hymenoptera, observed during the past season; some observations on hymenopterous parasites, and a monograph of the family Chrysididae. *The Entomologist's Annual for 1862*, 1, 69-104.

Smith, F. (1879): *Descriptions of new species of Hymenoptera in the collection of the British Museum*. British Museum, London, 240 pp.

Stephen, W.P., Bohart, G.E., Torchio, P.F. (1969): *The biology and external morphology of bees; with a synopsis of the genera of northwestern America*. Agricultural Experiment Station, Oregon, 140 pp.

Stöckhert, F.K. (1933): Die Bienen Frankens (Hym. Apid.). Eine ökologisch - tiergeographische Untersuchung. *Beiheft Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1932, 1 - 294.

Straka, J. & Bogusch, P. (2007a): Phylogeny of the bees of the family Apidae based on larval characters with focus on the origin of cleptoparasitism (Hymenoptera: Apiformes). *Systematic Entomology*, 32, 700 - 711.

Straka J. & Bogusch P. (2007b): Description of immature stages of cleptoparasitic bees *Epeoloides coecutiens* and *Leiopodus trochantericus* (Hymenoptera: Apidae: Osirini, Protepeolini) with remarks to their unusual biology. *Entomologica Fennica*, 18, 242 - 254.

Straka, J., Bogusch, P., Přidal, A. (2007): Apoidea: Apiformes, pp. 241 - 299. In: Bogusch, P., Straka, J. and Kment, P. (eds): Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, Supplementum 11, 300 pp.

Tasei, J. - N. (1973): Le comportement de nidification chez *Osmia* (*Osmia*) *cornuta* Latr. et *Osmia* (*Osmia*) *rufa* L. (Hymenoptera Megachilidae). *Apidologie*, 4, 195 - 225.

Tengö, J. & Bergström, G. (1977): Cleptoparasitism and odor mimetism in bees: Do *Nomada* males imitate the odor of *Andrena* females? *Science*, 196(4294), 1117 - 1119.

Teunissen, H.G.M. & van Achterberg, C. (1992): *Osmia zandeni* a new species from Fuerteventura, Canary Islands (Hymenoptera: Apidae: Megachilinae). *Zoologische Mededelingen (Leiden)*, 66, 313 - 315.

Thomson, C.G. (1872): *Hymenoptera Scandinaviae. Skandinaviens Hymenoptera. Vol. 2.* Berling, Lund, 286 pp.

Tkalcu, B. (1974): Revision und Klassifikation der bisher zur Untergattung *Hoplosmia* Thomson gestellten *Anthocopa* - Arten (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca (Praha)*, 71, 114 - 135.

Tkalcu, B. (1975): Sammelergebnisse der von RNDr. A. Hoffer geleiteten Algerien - Expedition in den Jahren 1971 und 1972 (Hymenoptera: Apoidea). 1. Teil: Megachilidae. *Acta Rerum Naturalium Musei Nationalis Slovaci Bratislava*, 21, 165 - 190.

Tkalcu, B. (1977): Die *Osmia* - Arten der Untergattung *Neosmia* Tkalcu (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca (Praha)*, 74, 85 - 102.

Tkalcu, B. (1978): Fünf neue paläarktische Arten der Familie Megachilidae. *Casopis Slezskeho Muzea Opava Serie A, Vedy Prirodni*, 27, 153 - 169.

Tkalcu, B. (1993): Neue Taxa der Bienen von den Kanarischen Inseln. Mit Bemerkungen zu einigen bereits bekannten Arten (Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Veröffentlichungen des Übersee - Museum Bremen (Naturwissenschaften)*, 12, 791 - 858.

Tkalcu, B. (1995): Die Bienen der Tribus Osmiini der Mongolei (Insecta: Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Entomologische Abhandlungen (Dresden)*, 57, 109 - 147.

Tomaj V. (1977): Československé druhy čeledi Bombyliidae (Diptera). Katedra biologie, Univerzita J.E.Purkyně, diplomová práce, 129 pp. (nepublikovaný manuskript)



Torchio, P.F. (1984): The nesting biology of *Hylaeus bisinuatus* Forster and development of its immature forms (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 57, 276 - 297.

Torné - Noguera, A., Rodrigo, A., Arnan, X., Osorio, S., Barril - Graells, H., da Rocha, Correia., Filho, L., Bosch, J. (2014): Determinants of spatial distribution in a bee community: nesting resources, flower resources, and body Size. *PLoS ONE*, 9 (5), e97255.

Trautmann, W. (1927): *Die Goldwespen Europas*. Uschman, Weimar, 194 pp.

Tricarico, E. & Gherardi, F. (2006): Shell acquisition by hermit crabs: which tactic is more efficient. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60(4), 492 - 500.

Tyrner, P. (2007): Chrysoidea: Chrysididae (zlatěnkovití), pp. 41 - 63. In: Bogusch P., Straka J., Kment P. (eds): Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum* 11, 300 pp.

Vereecken, N.J. & Le Goff, G. (2012): Observations sur la nidification d'*Osmia (Allosmia) sybarita* Smith, 1853 (Hymenoptera, Megachilidae) en Crète. *Osmia*, 5, 5 - 7.

Vereecken, N., Toffin, E., Gosselin, M., & Michez, D. (2006): Observations relatives à la biologie et à la nidification de quelques abeilles sauvages psammophiles d'intérêt en Wallonie. *Observations printanières. Parcs et réserves*, 61(1), 8 - 13.

Vicens, N., Bosch, J., Blas, M. (1993): Analisis de los nidos de algunas *Osmia* (Hymenoptera, Megachilidae) nidificantes en cavidades preestablecidas. *Orsis*, 8, 41 - 52.

Vicens, N., Bosch, J. and Blas, M. (1994): Biology and population structure of *Osmia tricornis* Latreille (Hym., Megachilidae). *Journal of Applied Entomology*, 117, 300 - 306.

Warncke, E. (1980). Spring areas: ecology, vegetation, and comments on similarity coefficients applied to plant communities. *Ecography*, 3(4), 233 - 308.

Wcislo, W.T. (1987): The role of seasonality, host synchrony, and behavior in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). *Biological Reviews*, 62, 515 - 543.

Wcislo, W.T. & Cane J.H. (1996): Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual review of entomology*, 41, 257 - 286.

Westrich, P. (1989): *Die Wildbienen Baden - Württembergs*. Ulmer, Stuttgart, 972 pp.

Zanden, G. (1996): Neue Verbreitungsangaben zu einigen wenig bekannten paläarktischen Bienen - Arten (Insecta, Hymenoptera, Apoidea). *Linzer Biologische Beiträge*, 28, 387 - 390.