

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



**Skutečně lípy zabíjejí čmeláky? Literární
přehled na základě publikovaných studií.**

Bakalářská práce

Magdalena Vrbová

Biologie a geografie pro vzdělávání

Vedoucí práce: Mgr. Monika Mazalová, Ph.D.

Olomouc 2023

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval/a samostatně s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byl/a jsem seznám en/a s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Olomouci dne

.....

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala Mgr. Monice Mazalové, Ph.D., za cenné rady, věcné připomínky, vstřícnost, pomoc při konzultacích, odborné vedení a nemalé penzum času, jež věnovala revizím mé odborné prvotiny.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Magdalena Vrbová
Název práce: Skutečně lípy zabíjejí čmeláky? Literární přehled na základě publikovaných studií.
Typ práce: Bakalářská práce
Pracoviště: Katedra ekologie a životního prostředí
Vedoucí práce: Mgr. Monika Mazalová, Ph.D.
Rok obhajoby práce: 2023
Počet stran: 58
Jazyk: Český

Abstrakt:

Mnoho studií publikovaných během posledních tří až čtyř dekad referuje o trendu, označovaném dnes jako globální krize opylovačů. Pokles abundancí, regionální ústup, a dokonce i extinkce druhů se týká především včelovitých blanokřídlých (*sensu* Apidae *s. lat.*), tj. především samotářských i sociálních druhů včel a čmeláků. Příčiny vymírání jsou komplexní a působí synergicky, klíčovým hráčem v podmínkách střední Evropy je především zemědělská intenzifikace. Hromadné úhyny čmeláků, nacházených pod lípami (*Tilia* spp.), jsou však známy mnohem déle. Tento fenomén byl v minulosti přisuzován přítomnosti pro včely toxického sacharidu manózy v nektaru líp, zejména pak u lípy plstnaté (*Tilia tomentosa*). Recentní studie však toxicitu nektaru pro včely přesvědčivě neprokázaly a nabízejí různá alternativní vysvětlení. Předkládaná bakalářská práce je komplexní přehledovou studií založenou na rešerši odborných publikací na uvedené téma, v níž se pokouším zodpovědět otázku, proč bývají pod lípami nalézáni nesrovnatelně častěji právě čmeláci (*Bombus* spp.), než všudypřítomné a výrazně početnější včely medonosné (*Apis mellifera*).

Klíčová slova: *Bombus* spp., *Tilia* spp., Apidae, opylovači, manóza, pokles opylovačů, ekologie opylovačů, hromadný úhyn, gildy opylovačů, bionomie čmeláků

Počet příloh:

Bibliographic identification

Autor's first name: Magdalena Vrbová
Title of thesis: Do linden trees kill bumblebees? Review of existing knowledge based on present scientific studies.
Type of thesis: Bachelor's thesis
Workplace: Department of ecology and environmental sciences
Supervisor: Mgr. Monika Mazalová, Ph.D.
The year of presentation: 2023
Number of pages: 58
Language: Czech

Abstract:

Many studies published over the past three to four decades report on a trend now referred to as the global pollinator crisis. Declining abundances, regional and even global extinctions of species primarily affect bees within the family Apidae, i.e. mainly solitary and social bee and bumblebee species. The causes of extinction are complex and synergistic, with agricultural intensification being a key player in Central European conditions. However, mass deaths of bumblebees found under lime trees (*Tilia* spp.) have been known for much longer. This phenomenon has been originally attributed to the presence of the carbohydrate mannose, toxic to bees, in the nectar of lime trees, especially in the *Tilia tomentosa*. However, recent studies have not conclusively demonstrated the toxicity of nectar to bees and offer various alternative explanations. The present bachelor thesis is a comprehensive review study based on a search of scientific publications on this topic, in which I try to answer the question why bumblebees (*Bombus* spp.) are found under linden trees incomparably more often than the ubiquitous and significantly more abundant honeybees (*Apis mellifera*).

Keywords: *Bombus* spp., *Tilia* spp., Apidae, pollinators, mannose, decline of pollinators, ecology of pollinators, mass mortality, guilds of pollinators, bumblebee bionomy

Number of appendices:

Obsah

1. Úvod	1
2. Cíle práce.....	3
3. Evoluce a ekologie opylování	4
3.1. Nejvýznamnější taxony opylovačů.....	6
3.2. Bionomie a ekologie čmeláků.....	9
4. Globální pokles opylovačů v přírodě	14
5. Mortalita čmeláků v souvislosti s druhy r. <i>Tilia</i>	20
5.1. Toxické složení nektaru líp.....	21
5.2. Intoxikace pesticidy	25
5.3. Vyhladovění.....	25
5.4. Úhyn způsobený stářím nebo predací	28
5.5. Manipulace pomocí chemických látek	29
6. Závěr.....	30
7. Praktická část.....	33
8. Zdroje	40

1. Úvod

Opylovači patří mezi všeobecně uznávané a oblíbené skupiny živočichů. Povědomí o jejich významu vzrůstá nejen mezi odborníky, ale i v rámci široké veřejnosti, a to především v posledních dekádách, kdy řada odborných studií konsensuálně poukazuje na jejich globální ústup (Potts et al., (2010), Zattara et Aizen (2021), Kluser et Peduzzi (2007). Evoluce vztahu mezi rostlinou a opylovačem sahá mnoho milionů let zpět, vlastně ještě o dost hlouběji do historie, než se původně myslelo. Donedávna převažoval názor, že první skupiny opylovačů vznikaly společně s rozvojem krytosemenných rostlin, tj. v období rané křídy, před přibližně 140 miliony let (Willis a McElwain, 2014). Nyní se ukazuje, že v dobách vzniku prvních krytosemenných rostlin už pravděpodobně existovaly četné vztahy mezi řadou nahosemenných rostlin a zástupci prvohorních trásnokřídlých (Thysanoptera), srpic (Mecoptera) či síťokřídlých (Neuroptera) (Ollerton 2017).

Ať tak či onak, rostliny začaly s opylovači kooperovat kvůli zajištění reprodukčního úspěchu (Kevan et Baker, 1983) – ze své podstaty jsou rostliny sesilní, statické organismy, které se nemohou pohybovat ve snaze zajistit si reprodukčního partnera. Musí tedy buď spoléhat na samoopylení (strategie, jež v delším horizontu hrozí inbreedingem a ztrátou genetické diverzity, a tedy i evoluční plasticity), anebo na externí vektory přenosu samčích gamet – pylových zrn – z jednoho květu na jiný, pokud možno jiného jedince. Mezi tyto vektory patří voda, vítr a živočichové. Právě živočichové jsou v mnoha ohledech nejvýhodnější – kupříkladu kvůli nesnadnému přenosu těžkých pylových zrn větrem, nebo z podstaty věci značně plýtvavému charakteru anemogamie či hydrogamie. Ačkoliv původně opylování zprostředkovával hmyz různých skupin, postupem času se staly neúspěšnějšími – a možná právě proto i velmi diverzifikovanými – řády motýlů (Lepidoptera), částečně i brouků (Coleoptera), dvoukřídlých (Diptera) a blanokřídlých (Hymenoptera). Právě poslední uvedený řád je dnes považován za nejvýznamnější taxon opylovačů, a to nejen, ale především včelovití blanokřídlí – samotářské i sociální včely a čmeláci (Ollerton, 2017).

Jak bylo řečeno výše, hlavním důvodem kooperace s opylovači je pro rostliny efektivnější reprodukce, primárním důvodem návštěvy květů opylovači je pak zisk odměny v podobě nektaru nebo pylu, které v případě včelovitých slouží nejen jako zdroj potravy dospělců, ale i larev (Abrol, 2011). Vlivné přehledové studie dokládají význam opylovacích vztahů v globálním měřítku – kupříkladu v temperátní oblasti více než 78 % všech planě rostoucích rostlin využívá výhod opylení prostřednictvím živočichů, především hmyzu. V oblastech tropických se počet zoogamních rostlin odhaduje až na 94 % (Ollerton et al. 2011).

Celosvětově až 87 % krytosemenných rostlin nějakým způsobem těží z opylování živočichy (Ollerton et al. 2011, Ollerton 2017) – význam zoogamie pro zachování funkčních ekosystémů je proto nezpochybnitelný.

Lidská populace je na existenci polinačních interakcí rostlin fakticky závislá i z hlediska uspokojení základních životních potřeb – přibližně 30% lidské stravy a většiny vláken jako je bavlna a len, dále také olejů, alkoholických nápojů, léčiv aj. (Buchmann et Nabhan 1996, McGregor 1976, Roubik 1995) pochází z entomogamních rostlin. Ačkoliv v posledních dekádách byla publikována řada prací, zdůrazňujících význam tzv. „nevčelích“ opylovačů (Janovský 2012, Doyle et al. 2020, Rader et al. 2020), přesto jsou za nejvýznamnější opylovače v globálním měřítku stále považováni blanokřídlí (Ollerton et al. 2017).

Nepříjemnou skutečností jsou proto dva vzájemně provázané globální trendy, na něž upozorňuje řada odborných prací zejména v posledních dvou dekádách. Jedná se o všeobecný a dramatický pokles celkové početnosti hmyzu, sledovaný v různých klimatických pásech a napříč stanovišti (Hallmann et al. 2017, Sánchez-Bayo a Wyckhuys 2019, van der Sluijs 2020) a podobný trend postihující opylovače, především pak z řad blanokřídlého hmyzu (Kosior et al. 2007, Potts et al. 2010, Goulson et al. 2015, Zattara a Aizen 2021). Za hlavní příčiny úbytku hmyzu obecně a opylovačů zvláště je považována zemědělská intenzifikace (Koch et Stevenson, 2017) spojená se změnou využití půdy, nadměrným hnojením vedoucím k degradaci okolních stanovišť a ztrátě potravních zdrojů i vhodných hnízdišť (Argoti, 2016) a nadužíváním pesticidů, společně s globální změnou klimatu (Vasiliev et Greenwood, 2021) a šířením nepůvodních druhů, často kompetičně zdatnějších, případně parazitů či patogenů (Goulson et al., 2015). V případě čmeláků se k uvedeným hlavním příčinám ústupu a vymírání přidávají pravděpodobně i další, související s dlouho známým, přesto dosud přesvědčivě nevysvětleným fenoménem hromadných úhynů čmeláků, nacházených ve velkém počtu pod lípami (*Tilia* spp.). Tento fenomén byl v minulosti přisuzován přítomnosti pro včely toxického sacharidu manózy v nektaru líp, zejména pak u lípy plstnaté (*Tilia tomentosa*). Recentní studie však toxicitu nektaru pro včelovité přesvědčivě neprokázaly (Koch et Stevenson, 2017) a nabízejí různá alternativní vysvětlení.

2. Cíle práce

Cílem předkládané bakalářské práce je zpracovat přehledovou studii, zaměřenou především na příčiny doloženého ústupu blanokřídlých opylovačů z krajiny. V daném kontextu se zaměřuji zejména na čmeláky (Hymenoptera: Apidae: Bombinae: *Bombus* spp.), jakožto jedny z nejvýznamnějších opylovačů mírného podnebného pásma, kteří doplácí především na intenzifikaci zemědělství spojenou s chemizací, fragmentací a ztrátou habitatů a šíření nepůvodních druhů, často parazitů a patogenů. Hlavním cílem mé práce pak bylo provést shrnutí dosavadních poznatků o dlouho známém, přesto dosud ne zcela přesvědčivě zdůvodněném fenoménu nálezů hromadně uhynulých čmeláků pod lípami (r. *Tilia* spp.), především pak pod stromy lípy plstnaté (*T. tomentosa*) v urbánním prostředí.

3. Evoluce a ekologie opylování

Opylení je klíčový proces v životním cyklu rostlin, při kterém dochází k přenosu samčích pohlavních buněk – pylových zrn – na samičí pohlavní orgán, tedy bliznu, kde spermatické buňky prorůstají do zárodečného vaku a splývají s vaječnou buňkou za vzniku zygoty, vyvíjející se dále jako semeno (Sukumaran, 2020).

Reprodukce rostlin probíhala původně pomocí hydrogamie, protože velká část evoluce taxonu probíhala historicky ve vodním prostředí. Na původní strategii přenosu pylu pomocí vody poukazují i morfologické adaptace pylových zrn hydrogamních rostlin – jejich pyl má vláknitou, lepkavou povrchovou strukturu, aby se ve vodním prostředí mohl efektivně přichytit na samičí orgány (Cox, 1988). Vznik biotického přenosu reprodukčního materiálu rostlin poprvé zmiňují Kevan et al. (1975), kteří navrhli, že tato ekologická adaptace se objevuje poprvé v devonu, kdy se jednalo konkrétně o šíření spor hmyzem. Spory měly složitou stavbu s trny a háčky, které mohly fungovat jako mechanické přichytky na tělech členovců např. *Collembola* a *Arachnida*. Vztahy mezi hmyzem a rostlinami se postupně upevňovaly. Asi před 390-365 miliony let dochází ke změně struktury pohlavních buněk, které jsou nadále strukturně adaptovány na účinný přenos větrem a rozvíjí se především anemogamní přenos pylu u nahosemenných rostlin (Gymnospermae) (Willis a McElwain, 2014). Předpokládá se, že opylování větrem se vyvinulo v reakci na změny v abiotickém prostředí (sušší klima), které způsobily, že se biotické opylení stalo méně výhodným. Ve srovnání s živočišným opylováním se jedná o pasivní proces, při kterém dochází k uvolňování, transportu a rozptýlu pylu na velké vzdálenosti, jenž je výhodný v suchém prostředí, ve vyšších zeměpisných šířkách, ale i nadmořských výškách. Později, přibližně před 130 až 90 miliony let (Abrol, 2011), se vyvinula skupina krytosemenných rostlin (Angiospermae), jež mohutně koevoluovala především s odvozenějšími skupinami hmyzu, jako jsou především motýli (Lepidoptera), dvoukřídlí (Diptera) a blanokřídlí (Hymenoptera) – zejména čeledi Apidae a Vespidae (Armbruster a Patiny, 2012). Opylení hmyzem bylo výhodné hlavně v uzavřených, zalesněných stanovištích nebo v nižších polohách. Svědčí o tom i existence mnoha taxonů vysoce specializovaných opylovačů v nížinném deštném lese tropických oblastí. Naopak vysoko v horách, na otevřených a vyfoukávaných stanovištích, kde jsou opylovači vzácní, se uplatňoval coby vektor přenosu pylu vítr. V průběhu času docházelo zjevně i k sekundárnímu přechodu od entomogamie k pomístně výhodnější anemogamii. Tento přechod je mnohdy spojen s redukcí morfologických znaků (např. nektárií, okvětí, květní vůně) (Culley et al., 2002). Mezi rostliny, u kterých se vyvinula sekundární strategie opylování větrem, patří například zástupci rodů

žluťucha (*Thalictrum*) a jitrocel (*Plantago*). Jsou však známy dokonce i případy opakovaně vzniklé entomogamie u rostlin, které v minulosti od opylení hmyzem upustily právě ve prospěch anemogamie (Paulus, 2019).

I když hmyz zodpovídá za zajišťování většiny zoogamních interakcí (největší proporci opylovačů najdeme mezi zástupci řádu Lepidoptera, zejména nočními motýly – cca. 140 000 druhů celosvětově (Wardhaugh 2015), existuje i řada druhů opylovačů v jiných skupinách živočichů, především obratlovců, kteří se uplatňují zejména v tropických oblastech (Corlett a Primack 2011) V řadě nížinných tropických lesů sledujeme u 3-11 % druhů opylování ptáky a netopýry (Devy et Davidar, 2003), jinde se podílí drobní primáti, hmyzožravci, nebo veverky (Corlett a Primack 2011) Na zoogamní interakci spoléhá až 90 % kvetoucích rostlin v tropických oblastech (Eilers et al, 2011). Naopak za nejvzácnější způsob opylování je považováno opylení slimáky (malakofilie) (Abrol, 2011), je to kvůli tomu, že býložraví plži a slimáci se obvykle květními orgány živí a v důsledku toho spíše brání opylení, než ho podporují.

Vztahy mezi opylovači a rostlinami významnou měrou přispívají ke globální biologické rozmanitosti a jedná se obecně o velmi frekventovanou mezidruhovou interakci – konečná čísla budou jistě až řádově vyšší než dvě dekády staré prvotní odhady počtu, udávající přibližně 400 000 jednotlivých interakcí (Yang et Guo 2005). Samotná existence zoogamie má pro člověka nevyčísitelný hospodářský význam. V celosvětovém měřítku jsou opylovači zásadně důležití pro produkci plodin, přičemž se odhaduje, že zhruba 30 % lidské stravy a většina vláken, olejů, alkoholických nápojů či léčiv má původ v entomogamních rostlinách (Buchmann et Nabhan 1996, McGregor 1976, Roubik 1995). Eilers et al. (2011), se zabývali obsahem lipidů a mikronutrientů nezbytných pro lidské zdraví, obsažených ve více než 150 zemědělských plodinách z celého světa. Dospěli k závěru, že 74 % lipidů a dostupných vitamínů, např. 70 % vit. A, 98 % vit. C pochází z plodin opylených zvířaty.

I když mezi rostlinami obecně i zemědělskými plodinami najdeme druhy, které na opylovačích nezávisí vůbec, anebo jsou schopny autogamie, přesto lze i u mnoha těchto druhů zoogamií zvýšit kvantitu (produkce semen) nebo kvalitu (velikost plodu) úrody (Abrol, 2011). Příkladem mohou být brukev řepka (*Brassica napus Linnaeus*), slunečnice (*Helianthus*), bavlník (*Gossypium*), pepřovník (*Piper*) aj. (Ghazoul, 2005). Více než 78 % rostlin v temperátní oblasti využívá výhod opylení. V oblastech tropických je to až 94 %, což je vysvětlováno rychlejší evolucí v tropických oblastech v kombinaci s větší selekcí ve prospěch specializovaných druhů. Celkově mezi krytosemennými rostlinami je až 87,5 % těch, které benefitují ze vztahů k opylovačům (Ollerton et al., 2011).

Odhad významu opylovačů v ekosystémech je ještě podstatně náročnější než kvantifikace jejich přínosu v zemědělství a jsou komplikovány nedostatečnými znalostmi ekologických sítí, a tedy i počtu celkově dotčených druhů, jakož i obecným nedostatkem ekologických znalostí o většině těchto druhů. Ekonomickou hodnotu ekologických služeb poskytovaných hmyzem se pokusili vyčíslit např. Losey a Vaughan (2006) v podobě dolarové hodnoty příspěvku opylovačů k udržení přirozených rostlinných společenstev. Tento ekologický příspěvek byl vyčíslen na 60 miliard dolarů pro území Spojených států. Daily et al. (1997) se zmiňuje, že rostliny zpětně přispívají k mnoha ekosystémovým službám, jako je filtrace vody, sekvestrace uhlíku a ochrana před povodněmi a erozí, podle Wagnera et al. (2021) slouží i mnozí opylovači jako biologická kontrola plevelů, zemědělských škůdců, přenašečů nemocí a dalších organismů, které se vyskytují v zemědělství.

3.1. Nejvýznamnější taxony opylovačů

Za nejpůvodnější opylovače v rámci čtyř recentních skupin s velkým významem pro rostliny jsou považováni brouci (Coleoptera), přičemž rostliny opylované brouky se označují za kantarofilní (Proctor et Yeo, 1973). Význam brouků v evoluci pravděpodobně spočíval v tom, že se jednalo o opylovače typu "mess-and-soil" vázané na robustnější, snadno přístupné miskovité květy, často s intenzivní vůní až zápachem (Gottsberger, 1974). V těchto květech brouci požírali pyl, nasávali květinový sekret případně nektar, pokud byl přítomen, a žvýkali květní části nebo speciální potravní tělíska (Kevan et Baker, 1983). Existence nektárií byla doložena ve fosilním záznamu od dob druhohor, proto jsou květy zástupců čeledi Hamamelidaceae považovány za nektarodárné (Crepet et al., 1992). Někteří recentní brouci podřádu Polyphaga se v dospělosti dokonce živí pouze produkty květů, jejich larvy však požírají rozkládající se dřevo (r. *Lucanus*), houby či listí (r. *Creophilus*) nebo vyžírají chodbičky do podzemních částí rostlin (Elateridae) (Lawrence et al., 2011). Významnými návštěvníky kvetoucích rostlin jsou brouci z čeledí Scarabeidae, Nitidulidae, Chrysomelidae a Meloidae. Díky tělesným modifikacím se tyto skupiny brouků mohou dostat hlouběji do květu a efektivněji získat nektar (Kevan et Baker, 1983).

Další skupinou původních opylovačů jsou dvoukřídlí (Diptera), hmyz se savým nebo bodavě savým ústním ústrojím (Thien, 1980). Zástupci Diptera se pylem živí až v dospělosti. Květy rostlin (např. starčky r. *Senecio*, vrby – *Salix* spp., čel. Brassicaceae) opylovaných taxony dlouhorohých dvoukřídlých (Nematocera, např. r. *Biblio*, *Scatopse*, *Sciara* a *Atrichopogon*) mají snadno přístupný nektar v krátkých trubicovitých květech (Kevan et Baker, 1983). Na jedné

straně v rámci taxonu stojí nepříliš specializované pestřenky a mouchy s kratšími sosáky, které bývají často atrahovány specifickými vůněmi květů, a na straně druhé existují silně specializované koevoluční vztahy mezi zástupci dlouhorohých dvoukřídlých a některými vývojově pokročilými rostlinami, např. komáry a orchidejemi rodu *Habenaria* (Thien, 1969). Zástupci podřádu Brachycera s delšími sosáky, mezi které patří i dlouhososky (čel. Bombyliidae), jsou díky prodlouženým sacím ústním ústrojím relativně nejspecializovanějším taxonem mezi dvoukřídlými, adaptovaným na příjem nektaru z hlubokých trubkovitých květů. Kupříkladu sosák dlouhososky hnědoskvrnné (*Bombylius discolor*) dosahuje délky až 12 mm. Ne všichni dlouhososkovití mají však enormně prodloužené sosáky, příkladem jsou dlouhososky r. *Anthrax* a *Phthiria*, jež mají krátké sosáky se štítky, které slouží k olizování. Také někteří zástupci čeledi květilkovitých (Anthomyiidae) mají dlouhé sosáky a živí se nektarem a pylem, který může být pro dospělce některých druhů základním zdrojem bílkovin (Abrol, 2011).

Naproti tomu samci bzučivek (Calliphoridae) mají kratší sosáky a navštěvují otevřenější květy, naproti tomu larvy a samice se živí mršinami a exkrementy (Kevan et Baker, 1983). Z výše uvedeného je zřejmé, že mezi dvoukřídlými převažují nesespecializovaní opylovači, kteří se nektarem anebo pylem živí pouze jako imaga. Přesto některé rody např. pestřenek či již zmíněných dlouhososek vykazují jistou míru potravních preferencí z hlediska navštěvovaných druhů rostlin. Při bližší studii pestřenek se zjistilo, že např. pestřenka tichá (*Sericomyia silentins*) preferuje na louce jitrocel kopinatý, jiné rostliny navštěvuje pouze náhodně (Janovský, 2012).

Významnou skupinou opylovačů především v temperátních oblastech jsou motýli (Lepidoptera). Ačkoliv celá řada taxonů v dospělosti nepřijímá potravu, neboť mají zakrnělé ústní ústrojí (např. bourovcovití, martináčovití, srpokřídlecovití, někteří lišajové aj.), většina ostatních motýlů se živí v dospělosti květním nektarem, mízou, šťávou přezrálého ovoce, nicméně pyl nekonzumují. Výjimkou jsou chrostíkovníkovití (čel. Micropterigidae), kteří mají kusadla a živí se buď přímo pylem, nebo kašičkou (Gilbert, 1972). Ačkoliv i mezi motýly lze nalézt specializované taxony (např. madagaskarský lišaj *Xanthopan morgani f. praedicta* se a orchidej *Angraecum sesquipedale* (Johnson et Anderson, 2010)) – přesto je většina druhů motýlů považována za nesespecializované nektarofágy. Mezi noční opylovače patří např. zástupci čeledí Sphingidae, Noctuidae a řady dalších čeledí skupiny Microlepidoptera. Denní motýli (Rhopalocera) a někteří zástupci čeledí s běžně noční aktivitou (např. kovolessklec gamma, nebo všechny vřetenušky čel. Zygaenidae) jsou denními opylovači.

Za nejvýznamnější skupinu opylovačů jsou považováni blanokřídlí (Hymenoptera). V rámci tohoto celosvětově velmi diverzifikovaného řádu se zástupci různých taxonů významně liší. Kupříkladu pilatky (Tenthredinidae), zástupci širopasých blanokřídlých (Symphyta), mají krátké ústní části a nevykazují žádné adaptace na anthofiliu. Mnoho druhů pilatek navštěvuje květy své larvální hostitelské rostliny (např. *Salix*, *Symphoricarpos*, *Rubus*, *Scabiosa*). Potravou jim je nektar, pyl nebo květové části, které jsou silně poprášeny pylem. Ačkoli jsou pilatky všeobecně generalisté, co se týče hostitelských rostlin larválních stádií i živných rostlin imag, jsou známy i specializované vztahy s orchidejemi (Coleman, 1932).

Z podřádu štíhlopasých (Apocrita) má druhově početná skupina Parasitica (zastaralý infrařád) krátké ústní ústrojí a její zástupci často navštěvují rostliny s otevřenými, zejména bílými květy (Kevan, 1973). I zde je známo několik specializovaných koevolučních vztahů (Coleman, 1938). Mezi žahadlové blanokřídlé se řadí mnoho anthofilních skupin. Imaga vos (Vespidae) jsou dravá a uloveným hmyzem krmí i své larvy. Dospělci však konzumují i sladké šťávy, nejen z přezrálého ovoce, ale navštěvují taky květy, kde nejen loví kořist, ale sají také nektar (Spradbury, 1973). Mnohé druhy mravenců (čel. Formicidae) často navštěvují květiny, avšak jejich role při opylování není dosud zcela pochopena. V některých případech chrání mravenci květní pupen před býložravým hmyzem (Freitas et Oliveira, 1996) případně ochraňují vyvíjející se semena některých taxonů rostlin (Keeler, 1981). Na květech rostliny *Mentzelia* se objevují mravenci po 10 dnech po opadu korunních lístků, kde se živí nektarem z perikarpálních nektárií. Studie Del-Claro et al. (2013) prokázala, že myrmekofilní rostliny, na nichž se vyskytovali mravenci, měly po zvážení těžší plody než rostliny, u kterých se mravenci nevyskytovali.

Za vůbec nejvýznamnější skupinu opylujícího hmyzu jsou považováni včelovití blanokřídlí (čel. Apidae), jejichž četní zástupci jsou výrazně adaptováni k anthofiliu. Ačkoliv se jedná o morfologicky, ekologicky i behaviorálně velmi rozmanitou skupinu, lze zobecnit, že jejich ústní ústrojí je maximálně uzpůsobeno k nasávání nektaru a celková morfologie těla umožňuje efektivní vyhledávání a sběr pylu. Snadno se naučí složitosti květů a jsou zdatní v orientaci mezi květy. Jejich zrak je vybaven třemi typy zrakových pigmentů, zajišťujících maximální citlivost ke třem vlnovým délkám záření, včetně UV. V rámci fototaktického chování jsou konkrétně čmeláci schopni si nejlépe pamatovat fialové a modré barvy, které umožňují efektivní odlišení květů rostlin od převládající barvy pozadí. Květy navštěvované čmeláky mají často nektar, jenž při osvětlení ve vlnové délce UV záření odráží fluorescentní světelný signál v modré nebo žluté barvě. Čmeláci dobře rozlišují i vlnové délky modrozelené,

kteře mají význam pro přesnou orientaci v hnízdě a mají i specializované receptory pro detekci polarizovaného světla. Oči se skládají s ommatidií, které tvoří mozaiku složeného oka. Díky malé velikosti každého z ommatidií jsou čmeláci schopni zachytit světlo z jednotlivých úzkých zorných polí, jež je promítáno na sítnici jako body. Jasnost obrazu závisí na množství bodů, které se promítnou na sítnici. Díky tomuto mechanismu jsou čmeláci schopni začít se sběrem potravy brzy při úsvitu a končit za soumraku (Menzel 1968, Mayer-Rochow 1981). Včelovití blanokřídlí dále mají schopnost vnímat olfaktorické podněty, které jim umožňují odlišit květy nedávno navštívené. Akční rádius včelovitých opylovačů je přímo úměrný velikosti jejich těla a specifický pro jednotlivé druhy (Greenleaf et al. 2007). U malých druhů samotářských včel (maskonosky *Hyaleus* spp.) se pohybuje rádius okolo 200 m, naopak u včelích dělnic (*Apis mellifera*) se pohybuje vzdálenost až k 10 km. Kromě sosačky využívají včelovití blanokřídlí ke sběru pylové košíčky (*Apis mellifera*, *Bombus* spp., pískorypkovití, pilorožkovití), nebo ochlupení na ventrální straně těla např. čel. čalounicovité (Megachilidae) (Mazokhin-Porshnyakov 1969, Menzel et Snyder 1974, Chittka et al. 1999, Hines et Hendrix 2005).

Dospělé včely jsou téměř výhradně nekatro – a polinofágní, jejich důležitost umocňuje právě fakt, že sbírají pyl a nektar i pro své larvy, což v případě početných hnízdních kolonií (zejména včela medonosná, někteří čmeláci) vede ke značné aktivitě jedinců, a tím i velké efektivitě opylování. Mezi druhově bohaté čeledi rostlin mírného pásma, opylované hojně včelami patří bobovité (Fabaceae), hluchavkovité (Lamiaceae), violkovité (Violaceae), vstavačovité (Orchidaceae), pryskyřníkovité (Ranunculaceae) aj.

V temperátní klimatické zóně jsou významnými zástupci volně žijících včelovitých blanokřídlých čmeláci (*Bombus* Latreille, 1802). Vzhledem k zaměření předkládané práce věnuji bionomii a ekologickým nárokům čmeláků samostatnou část textu.

3.2. Bionomie a ekologie čmeláků

Čmeláci jsou sociální hmyz, který vytváří v našich podmínkách jednoletá společenství. Tato společenství jsou zakládána matkou, která brzy na jaře po přezimování začíná budovat hnízdo a to tak, že klade první vajíčka a sama vychovává dělnice, které následně převezmou péči o hnízdo. V tento moment je úlohou matky pouze kladení dalších oplozených vajíček, z nichž se nejprve líhnou další generace dělnic a následně mladé matky a samečci – trubci. Toto společenství je fakticky rodinou, protože všichni jedinci jsou potomci původní matky – zakladatelky a zpravidla pouze jediného samce, jenž matku během předchozího léta oplodnil (Ptáček, 2008). Mladé matky opakovaně vylétají z hnízda za účelem sběru potravy a páření. Po

oplození přezimuje mladá královna v úkrytu (ve stozích či stodolách pod izolační vrstvou sena, pod zemí, v dutinách stromů aj.). Probouzí se na přelomu zimy a jara (termín je druhově specifický, ale existuje i značná vnitrodruhová variabilita), poté opouští hibernakulum a létá za potravou. Hledá zpravidla květy s bohatou zásobou nektaru, aby se zregerovala z několikaměsíčního půstu (May, 1959).

Svá hnízda si následně zakládají různé druhy odlišně. Někteří čmeláci hnízdí na povrchu země pod vegetací, v kupce trávy, listí, jehličí, jiné druhy naopak pod zemí, přičemž využívají i opuštěné nory drobných hlodavců. Když mladá královna hledá vhodné místo pro založení hnízda, je klíčové, aby v okolním prostředí byl dostatek materiálů pro stavbu hnízda (suchá tráva, peří, mech, chlupy) a dále. Ideálně by to měla být chráněná, klidná lokalita, pokud možno s malým kolísáním teploty a vlhkosti (Goulson, 2010). Po vyhledání vhodné lokace a dokončení stavby hnízda vytváří první komůrky. Nejprve začne tvořit voskový pohárek, který naplní nektarem pro případ špatného počasí a nemožnosti výletu za potravou. Dále vytvoří plodovou buňku, kam klade 6–10 vajíček, která zahřívá. Po zhruba 4 týdnech se líhnou larvy, které jsou krmeny směsí medu a pylu (Ptáček, 2008). Stádium larvy trvá 10–14 dní. Larva se sama zapřádá a vzniká kukla, která se přemění v dospělce po dalších zhruba 14 dnech. Po toto období nepřijímá žádnou potravu. Celková doba vývoje od vylíhnutí z vajíčka k dospělci může kolísat v přímé závislosti na teplotě (Goulson, 2010).

Po celé larvální období první generace dělnic matka pravidelně vylétává z hnízda, aby doplnila zásoby pylu a nektaru. Dělnice, které se líhnou jako první z oplozených vajíček, jsou diploidní. Jejich relativně malý vzrůst je důsledkem relativního nedostatku potravy, protože matka sbírala potravu sama. Po vylíhnutí prvních dělnic dochází ke změně poměrů v hnízdě. Královna se začíná věnovat pouze kladení vajíček a dělnice se starají o potomstvo (Pavelka a Smetana, 2003), sběr potravy a obranu (Ptáček, 2008). Nastává období, kdy hnízdo a populace prudce roste. Královna klade vajíčka až do pozdního léta. Za tuto dobu je schopna naklást několik set vajíček v závislosti na druhu čmeláka, ale taky na kondici matky (Goulson, 2010). Trubci a mladé matky se líhnou z poslední generace larev, se kterou končí produkce dělnic (Ptáček, 2008). Trubci po vylíhnutí z neoplozených vajíček, brzy opouštějí hnízdo. Shánějí potravu a vytváří menší skupinky. V životě společenství tedy nehrají téměř žádnou roli, kromě oplození mladých samic. Ty po oplození začínají hledat potravu a vhodný úkryt, kde přečkají zimu, do dalšího jara aby mohly založit vlastní rodinu. Ve starém hnízdě královna již neklade další vajíčka vlivem chladného počasí. Z nedostatku potravy spolu s dělnicemi následně umírá (Goulson, 2010).

Význam čmeláků coby opylovačů je dán v první řadě jejich relativní početností. Hnízda našich druhů čmeláků se liší početností jedinců, ovšem jsou vždy početnější než samotářské druhy včel. Kupříkladu jeden z našich nejběžnějších druhů, čmelák zemní (*B. terrestris*) má hnízda o počtu až 500 jedinců (Pavelka a Smetana 2003). Čmeláky lze dále charakterizovat několika společnými znaky. Jejich těla jsou hustě osrstěná, což umožňuje efektivní tepelnou izolaci, a tedy i aktivitu v chladnějších částech dne či při nepříznivém počasí ve srovnání s ostatními hmyzími opylovači. K nízkým teplotám jsou ostatně čmeláci adaptováni i schopností produkovat teplo chvěním hrudní svaloviny – tato vlastnost je označována jako schopnost částečné endotermie, jež u hmyzu není běžná (Heinrich, 1994). V Severní Americe byly pozorovány královny *Bombus* sp., které sháněly potravu v době, kdy teplota vzduchu byla pod bodem mrazu (Goulson, 2010).

Ačkoliv jsou čmeláci nepříliš druhově početná skupina (cca. 200 eusociálních a přibližně 50 hnízdně-parazitických druhů celosvětově), jedná se o druhy se zdánlivě totožnými nároky na potravu – jak dospělci, tak larvy se živí nektarem a pylem rostlin (Dornhaus et Chittka, 2001, Dornhaus et al. 2003). Během desítek milionů let evoluce se však druhy čmeláků specializovaly, odlišily, a tím omezily vzájemnou kompetici. Hlavním „rozměrem“ ekologické niky, podél kterého se jednotlivé druhy čmeláků liší, jsou nároky na hnízdní stanoviště, ale také spektrum navštěvovaných rostlin – díky odlišným délkám sosáků, typickým pro jednotlivé druhy, tak čmeláci vzájemně snížili překryv svých potravních nároků – odlišili se, a proto spolu mohou koexistovat i v jednom typu biotopu (Pyke, 1978). Podle Goulsona (2010) jsou čmeláci (např. *B. diversus*, v našich podmínkách např. *B. hortorum*) lépe přizpůsobeni k opylování určitých druhů rostlin (např. z čeledi Fabaceae) než včela medonosná (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758), a to především díky jejich dlouhému sosáku, který umožňuje opylovat květy s hlubokými květními trubkami.

Efektivita čmeláků, coby opylovačů, se recentně využívá po celém světě, kde vznikají jejich komerční chovy, pomáhající zvyšovat výnosy plodin. Uměle chovaní čmeláci se dnes chovají především pro opylování skleníkových kultur rajčat, paprik, okurek aj. (Hofbauer et Přidal, 1997), ale uplatňují se jako pomocníci také v sadech ovocných stromů či na plantážích brusnice brusinky (*Vaccinium vitis-idaea*). K opylování uvedených zemědělských plodin jsou čmeláci adaptováni specifickým způsobem opylování – tzv. sonikací (Cardinal et al., 2018). Sonikace je způsobem opylení, při kterém živočich intenzivními vibracemi hrudních letových svalů, doprovázených slyšitelným bzučením, uvolňuje pyl z prašníků (Buchmann, 1985). První známý případ využívání uměle odchovaných čmeláků je doložen z 80. let minulého století z Nizozemska, kdy následně během tří let přešlo na tento způsob opylování asi 95 % všech

nizozemských pěstitelů skleníkových kultur zeleniny. V současnosti se tento trend rozšířil již mimo Evropu, do Severní Ameriky, Japonska, Koreje i na Nový Zéland. Využívají se především čmeláci *B. terrestris*, *B. impatiens*, jejichž prvním a dodnes největším dodavatelem je nizozemská firma Koppert Biological Systems (Goulson, 2010). Jde právě o kombinaci sonikace, chlupatého těla, dlouhého jazýčku a schopnosti opylovat rostliny i v poměrně chladném počasí, případně ve vyšších nadmořských výškách (kde je obecně chladněji), což z čmeláků dělá jedinečné opylovače (Minachilis et al., 2020).

Význam čmeláků coby opylovačů je dán v prvé řadě jejich relativní početností. Hnízda našich druhů čmeláků se liší početností jedinců, ovšem jsou vždy početnější než samotářské druh včel. Kupříkladu jeden z našich nejběžnějších druhů, čmelák zemní (*B. terrestris*) mívá hnízda o počtu až 500 jedinců (Pavelka a Smetana 2003). Čmeláky lze dále charakterizovat několika společnými znaky. Jejich těla jsou hustě osrstěná, což umožňuje efektivní tepelnou izolaci, a tedy i aktivitu v chladnějších částech dne či při nepříznivém počasí ve srovnání s ostatními hmyzími opylovači. K nízkým teplotám jsou ostatně čmeláci adaptováni i schopností produkovat teplo chvěním hrudní svaloviny – tato vlastnost je označována jako schopnost částečné endotermie, jež u hmyzu není běžná (Heinrich, 1994). V Severní Americe byly pozorovány královny *Bombus* sp., které sháněly potravu v době, kdy teplota vzduchu byla pod bodem mrazu (Goulson, 2010).

Ačkoliv jsou čmeláci nepříliš druhově početná skupina (cca. 200 eusociálních a přibližně 50 hnízdně-parazitických druhů celosvětově), jedná se o druhy se zdánlivě totožnými nároky na potravu – jak dospělci, tak larvy se živí nektarem a pylem rostlin (Dornhaus et Chittka 2001, Dornhaus et al. 2003). Během desítek milionů let evoluce se však druhy čmeláků specializovaly, odlišily, a tím omezily vzájemnou kompetici. Hlavním „rozměrem“ ekologické niky, podél kterého se jednotlivé druhy čmeláků liší, jsou nároky na hnízdní stanoviště, ale také spektrum navštěvovaných rostlin – díky odlišným délkám sosáků, typickým pro jednotlivé druhy, tak čmeláci vzájemně snížili překryv svých potravních nároků – odlišili se, a proto spolu mohou koexistovat i v jednom typu biotopu (Pyke, 1978). Podle Goulsona (2010) jsou čmeláci (např. *B. diversus*, v našich podmínkách např. *B. hortorum*) lépe přizpůsobeni k opylování určitých druhů rostlin (např. z čeledi Fabaceae) než včela medonosná (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758), a to především díky jejich dlouhému sosáku, který umožňuje opylovat květy s hlubokými květními trubkami.

Efektivitu čmeláků, coby opylovačů, se recentně využívá po celém světě, kde vznikají jejich komerční chovy, pomáhající zvyšovat výnosy plodin. Uměle chovaní čmeláci se dnes chovají především pro opylování skleníkových kultur rajčat, paprik, okurek aj. (Hofbauer et

Přidal, 1997), ale uplatňují se jako pomocníci také v sadech ovocných stromů či na plantážích brusnice brusinky (*Vaccinium vitis-idaea*). K opylování uvedených zemědělských plodin jsou čmeláci adaptováni specifickým způsobem opylování – tzv. sonikací (Cardinal et al., 2018). Sonikace je způsobem opylení, při kterém živočich intenzívními vibracemi hrudních letových svalů, doprovázených slyšitelným bzučením, uvolňuje pyl z prašníků (Buchmann, 1985). První známý případ využívání uměle odchovaných čmeláků je doložen z 80. let minulého století z Nizozemska, kdy následně během tří let přešlo na tento způsob opylování asi 95 % všech nizozemských pěstitelů skleníkových kultur zeleniny. V současnosti se tento trend rozšířil již mimo Evropu, do Severní Ameriky, Japonska, Koreje i na Nový Zéland. Využívají se především čmeláci *B. terrestris*, *B. impatiens*, jejichž prvním a dodnes největším dodavatelem je nizozemská firma Koppert Biological Systems (Goulson, 2010). Jde právě o kombinaci sonikace, chlupatého těla, dlouhého jazýčku a schopnosti opylovat rostliny i v poměrně chladném počasí, případně ve vyšších nadmořských výškách (kde je obecně chladněji), co z čmeláků dělá jedinečné opylovače (Minachilis et al., 2020).

4. Globální pokles opylovačů v přírodě

V předchozí kapitole jsem v hrubých rysech představila význam a vývoj vztahu rostlin a opylovačů včetně nejvýznamnějších skupin recentních opylovačů s logickým důrazem na včelovité blanokřídlé, zejména pak čmeláky. Následující kapitola je věnována nepříjemné skutečnosti globálního poklesu abundancí i druhové pestrosti hmyzu obecně i konkrétní gildy opylovačů. Uvedený trend přesvědčivě dokládá celá řada prací, založená na dlouholetém monitoringu abundance, biomasy či rozšíření druhů hmyzu, opylovačů nebo jejich dílčích taxonů. Na základě rešerše dostupné literatury dále identifikuji hlavní příčiny pokračujícího ústupu hmyzu z krajiny, opět především s důrazem na gildu opylovačů. Mezi hlavní faktory patří: změna využívání půdy (fragmentace, odlesňování), změna klimatu, zemědělství (insekticidy, pesticidy), nepůvodní druhy, degradace habitatu, choroby a potravní zdroje (Sánchez-Bayo et Wyckhuys 2019, Wagner et al. 2021, Thomas et al. 2004, Kluser et Peduzzi 2007, Goulson et al. 2015).

Úbytek opylovačů pozorujeme od 50. let 20. století, některé literární zdroje zmiňují dokonce již počátek 20. století (Abrol 2011). Kromě úbytku vzácných taxonů se objevuje mnoho zpráv, které zmiňují i rozsáhlý úbytek dříve zcela běžných, všudypřítomných a početných druhů hmyzu, což začalo vyvolávat obavy, především kvůli dopadu na celosvětové ekosystémy (Wagner et al., 2021). Thomas et al. (2004) zjistili, že během posledních dvou dekád 20. století došlo k úbytku u 71 % druhů britských motýlů a 3,4 % druhů vyhynulo, což ilustruje největší čistý úbytek ve srovnání s ostatními skupinami. (Například u cévnatých rostlin byl během 40 let sledován pokles o 28 %, ptáci ve Velké Británii snížili své početnosti za 20 let o více než polovinu (54 %).

V roce 2007 se objevila studie, zabývající se stavem opylovačů v Severní Americe, kde bylo upozorněno na několik problémů i v rámci Evropy (Kluser et Peduzzi, 2007). Ani vědecké týmy zaměřené na jiné skupiny hmyzu nezapomněly – Schuch et al. (2012) pozorovali v rozmezí let 2008-2010 pokles početnosti jedinců v rámci podřádu kříسů (Auchenorrhyncha) o 40 % j oproti letům 1963 – 1967. Podobně byl v období mezi lety 1994 –2008 v Anglii zaznamenán průkazný pokles početnosti střevlíků (Carabidae) – došlo k úbytku jedinců v rámci taxonu o nepředstavitelných 75 % (Brooks et al., 2012). Dirzo et al. (2014) zpracovali zřejmě první metaanalýzu, která se zabývala globálním úbytkem hmyzu – na základě údajů z 16 studií tak referovali o poklesu populace hmyzu o 45 % za čtyři desetiletí. V roce 2017 studie Hallmanna et al. ukázala, že na více než 60 lokalitách v severozápadním Německu výrazně poklesla celková biomasa létajícího hmyzu alarmujícím způsobem (o 76 % za 27 let monitoringu), podle

další práce Hallmanna et al. (2020) poklesla v Nizozemsku biomasa motýlů o 61 % a epigeických brouků o 42 %. Přehledová studie na motýlech západní Evropy dále odhalila pokles v počtu druhů o 20 % v Nizozemsku a 8 % ve Velké Británii. V obou zemích pak poklesly početnosti druhů přibližně o polovinu (Warren et al. 2021). Mnoho dalších studií ze severní polokoule pak přináší obdobná zjištění.

Ve studii Sánchez-Baya a Wyckhuys (2019), uvádí autoři odhadovaný úbytek biomasy epigeických členovců deštných lesů Portorika za 36 let ve výši stěží uvěřitelných 98 %, stejná skupina pak v korunách stromů ubyla „jen“ o 78 %. Zjištěná čísla předznamenávají roční pokles 2,7 resp. 2,2 %. Očekávatelným důsledkem tohoto trendu jsou prokázány paralelní úbytky ptáků, žab a ještěřů ve stejných oblastech vlivem rapidního poklesu dostupnosti potravních zdrojů, především pak dvoukřídlého hmyzu.

Největší hrozbou antropocénu je právě postupný pokles populačních početností druhů na různých úrovních potravního řetězce v důsledku lidské činnosti (Wagner et al. 2021). V celosvětovém měřítku může pokračující úbytek opylovačů zhoršit současné potíže se zajištěním nutričně odpovídající stravy pro lidskou populaci, což dokládají Eilers et al. (2011) rozbohem míry závislosti zemědělských plodin na opylovačích.

Kromě všeobecného úbytku hmyzu lze na úrovni jednotlivých druhů zaznamenat někdy i opačné trendy. Některé druhy hmyzu se šíří nad rámec svého původního areálu výskytu, byly doloženy i pozitivní trendy vývoje populačních početností druhů (Wagner et al. 2021). Uvedené výjimky lze mnohdy interpretovat jako odezvu teplomilných druhů na pokračující změny globálního klimatu. Makroklimatické patterns spojené s oteplováním se projevují na různých frontách, nadto i protichůdně, opylovači nejsou výjimkou. Janzen a Hallwachs (2021) poukazují na oteplování a stále nevyzpytatelnější klima jako na nejpravděpodobnější stresor, který je příčinou regionálního úbytku druhů motýlů a dalších skupin hmyzu sledovaného v rozsáhlém a heterogenním regionu severozápadní Kostariky. Høye et al. (2021) hodnotí změny fauny v Grónsku, daleko od přímého kontaktu člověka s přírodou, a uvádějí, že je pozorován pouze mírný vliv klimatické změny na tamní faunu členovců, přičemž u mnoha taxonů dochází k nárůstu početnosti. Schowalter et al. (2021) uvádějí údaje, které naznačují, že reakce hmyzu na teplotu v oblasti Luquillo v Portoriku jsou primárně adaptací na chod klimatických charakteristik ekosystému, který je ovlivňován hurikány, častými bouřemi a historií sukcese po bouřích. Právě tyto faktory primárně ovlivňují místní populace, ne tolik už globální změna klimatu. Studie ze severního mírného pásma a arktických lokalit poukazují na rozšíření areálu nebo nárůst lokálních populací druhů motýlů v souvislosti s růstem teplot, přičemž naopak poslední z nich uvádí příklady rozšíření areálu doprovázené kontraintuitivním

poklesem jejich lokálních početností (Warren et al. 2021, Høye et al. 2021). Výsledky, které zpracovali Vasiliev et Greenwood (2021) ve svém přehledu, naznačují, že změna klimatu nejspíše způsobuje úbytek biodiverzity opylovačů na úrovni genetické, druhové i na úrovni dotčení celých společenstev. Klimatem podmíněná genetická homogenizace také s největší pravděpodobností zůstává nepovšimnuta kvůli nedostatku viditelných dopadů na morfologii druhů. Kromě toho klimatické změny, od nichž se v minulosti očekávalo, že budou spíše přínosem pro biodiverzitu opylovačů, (např. diskutabilní vliv teplejších zim a prodlužujícího se vegetačního období), vedly častěji k úbytku opylovačů. Recentní empirické poznatky naznačují, že negativní dopady změny klimatu na biodiverzitu opylovačů jsou s největší pravděpodobností vážně podceňovány (Janzen et Hallwachs 2021, Warren et al. 2021, Wagner et al. 2021). Fragmentovaná krajina v severní části mírné klimatické zóny pravděpodobně brání adaptaci druhů na měnící se podmínky prostřednictvím ústupu na chladnější sever a omezuje možnosti mikroklimatické ochrany. Významnou roli ovlivňování lokálního mikroklimatu typem land-use resp. způsobem managementu stanovišť zmiňují také Laštůvka et Laštůvka (2021), kteří zdůrazňují vliv plošného sečení bezlesých ploch bez následného odstraňování posečené biomasy, akcelerujícího eutrofizaci a acidifikaci stanovišť postupným ukládáním dusíku. Depozice dusíků přímo ovlivňuje produkci biomasy a rychlost rozkladu organické hmoty. Samotná depozice je výsledkem různých chemických dějů spojených s přeměnou a transportem dusíkatých látek v ekosystému. Hlavními procesy jsou fixace, nitrifikace, denitrifikace, mineralizace organické hmoty na amoniak, asimilace dusíku. Díky těmto dějům je dusík opětovně zpřístupněn rostlinám, či v plynné formě uniká z ekosystému do atmosféry (Šimek, 2003).

Eutrofizace stanovišť by mohla hrát roli ve více než polovině doložených ústupů druhů po roce 1945 (*Bombus* spp., *Apis* spp. aj.). Změny v hospodaření spojené s intenzifikací zemědělství a snahou o maximalizaci výnosů značně ovlivňují přirozená stanoviště. Důsledkem je degradace a fragmentace krajiny, jež patří mezi hlavní nepříznivé změny stanovišť, působící na populace opylovačů. Ricketts et al. (2008) ve své studii upozorňují, že s rostoucí vzdáleností od přirozeného habitatu dochází k poklesu diverzity opylovačů. Urbanizace společně se zemědělstvím izoluje přírodní habitaty vznikem obklopující matrix nevhodné pro život většiny druhů a vytváří uspořádání formou malých oddělených ostrůvků (Foley et al., 2005).

Mezi takto oddělenými částmi je mnohdy náročné migrovat, protože mezi nimi schází biokoridory. Když jsou stanoviště fragmentována na malé izolované okrsky, některé živočišné druhy začnou populačně klesat, a již nepřispívají svým ekologickým významem (Kluser et Peduzzi, 2007). Urbanizace má podle Hernandez et al. (2009) pozitivní vliv na populace druhů

hnízdících v dutinách, naopak negativní na opylovače specializované. Kromě genetické degradace je patrnější vliv invazních organismů, patogenů, parazitů, ve srovnání se stabilními populacemi (Stout et Morales, 2009). Problémem je však na druhé straně také defragmentace krajiny, kdy spojováním polí vznikají rozsáhlé lány. Tento trend v evropské krajině akceleroval po druhé světové válce, kdy především v zemích východního bloku nahradilo tradiční hospodaření na rodinných statcích centrálně plánované zemědělství, uplatňované na násilně státem převzatých pozemcích, spojovaných majetkoprávně (a postupně i fyzicky) pod hlavičku jednotných zemědělských družstev. Slučování původních polností drobnohospodářů do velkých provozů (tj. kolektivizace), využití moderní techniky včetně čím dál větších a výkonnějších mechanismů, jakož i všeobecná uniformizace krajiny (Sklenička et al. 2014) se projevila na mnoha skupinách organismů s vazbou na původní, heterogennější zemědělskou krajinu. Mizeli z ní postupně, motýli a další bezobratlí (např. Konvička et al. 2016, Wagner et al. 2021), ale i obratlovci – především ptáci, z nichž je většina potravně vázána na hmyz (Koleček et al. 2015, Šálek et al. 2021).

Původní jemnozrná krajinná mozaika tak byla nahrazována uniformními rozsáhlými plochami téhož – docházelo k poklesu stanovištní heterogenity a spolu s ním i k redukci zdrojů potravy a omezení hnízdních možností pro opylovače (Potts et al., 2010). Vznikala a nadále vzniká potravní bariéra, která omezuje zdroje potravy, přičemž efekt se může kaskádovitě šířit potravní sítí – například úbytek nektarodárných a pylonosných rostlin vede ke zhoršenému přežívání larev dělnic a následně nižší produkci reprodukčních kast (Kluser et Peduzzi, 2007).

Trvalým travním porostům škodí na jedné straně příliš intenzivní nebo nevhodně načasovaný management údržby (pastvy, seči), který může vést k oddálení až znemožnění kvetení rostlin, kvetoucí druhy dvouděložných rostlin nadto z porostů mizí díky všeobecně zvýšené trofií stanovišť. Atmosférické depozice dusíkatých látek i splachy např. z okolní orné půdy totiž zvýhodňují kompetičně dominantní druhy, což jsou často vysoké druhy trav, jež přerůstají a vytlačují původní druhovou pestrost (Corcket et al., 2003). Kvalita, tj zejména květnatost habitatu je klíčová pro uchování druhové diverzity přítomných druhů opylovačů. Uvedené můžeme sledovat ve Velké Británii, kde bylo až 97 % květnatých pastvin během 20. století přeměněno na pole a společně s tím průkazně klesl i výskyt specializovaných druhů čmeláků s dlouhým jazýčkem (Goulson et al., 2008).

Přibližně od poloviny 20. století, v návaznosti na průmyslově zvládnutou technologii výroby amoniaku tzv. Haber-Boschovou syntézou (Humphreys et al. 2021) se v zemědělství začala velkou měrou uplatňovat chemizace, která přímo zasahovala do biologického charakteru zemědělské výroby s cílem navýšení výnosů. Efekt nadužívání hnojiv s důsledky pro opylovače

popisují rámcově výše, chemizace však zahrnuje také používání agens k boji proti všemu nechtěnému v agrární krajině. Aplikace pesticidů má sice ekonomický význam pro zemědělce, ale volně žijícím živočichům včetně opylovačů pestrý koktejl používaných chemických látek škodí a v kombinaci s ostatními jevy je silně ohrožuje (Sanchez-Bayo et Goka, 2014).

Nesprávné používání chemikálií v zemědělství proto představuje pro opylovače další hrozbu, přetrvávající až do dnešních dnů. Ačkoliv dnes se používají pesticidy nových generací (založené na odlišných chemických látkách i jiném mechanismu působení než například DDT, přípravek populární od 60. let minulého století), jejichž výrobci zapřísáhle odmítají jakékoliv ovlivnění „necílových“ druhů, realita je bohužel odlišná. Příkladem může být natírání semen tzv. neonikotinoidy, což je souhrnný název pro řadu chemických látek zpravidla nevyslovitelného názvu, odvozených od heterocyklického rostlinného alkaloidu nikotinu. Jedním z nejpoužívanějších přípravků je tzv. systémový insekticid imidakloprid, který se vstřebává kořenem a prostupuje všemi částmi rostliny, včetně pylu a nektaru, tudíž představuje hrozbu pro včely medonosné, čmeláky i další hmyz (Whitehorn et al. 2012, Van der Sluijs et al. 2013, Feltham et al. 2014). Další studie odhalily vysokou toxicitu pesticidů pro kočky, ryby, potkany a další (Eraslan et al. 2009, Sharma 2013, Caloni 2016). Bonmatina et al. (2004) ve své studii přišli na to, že insekticidy (imidacloprid, fipronil) způsobují ztrátu smyslu pro orientaci u včel medonosných. Kromě přímých účinků pesticidů na opylovače je nutno uvažovat také nad nepřímými vlivy používání herbicidů na společenstva užitečného hmyzu ve smyslu jejich přímého efektu na nižší trofickou úroveň (rostliny), jež se opět kaskádovitě šíří do vyšších trofických hladin potravního řetězce. Chemizace kromě destrukce dospělců, může také eliminovat zdroje nektaru pro opylovače, ničit larvální hostitelské rostliny pro můry a motýly, vyčerpávat hnízdní materiál pro včely. Je možné, že úbytek rostlin v důsledku chronického používání herbicidů je ve skutečnosti příčinou úbytku druhů opylovačů (Cane et al., 2001).

Pěstování monokultur na původních přirozených společenstvích je rovněž faktorem, proč nejsou schopny udržet populace opylovačů, příčinou je nedostatek nektaru a pylu pro *Apidae* (Cane et al., 2001), podle Goulsona et al. (2015) to vede k unifikaci potravních zdrojů a následnému úbytku opylovačů. Kromě plošného využití v zemědělství se chemizace uplatňuje i lokálně na zahrádkách, v rekreačních oblastech, lesích aj., i zde je široké spektrum použitých chemikálií stejně toxické, jak pro škodný hmyz, tak i pro užitečné skupiny z pohledu člověka hmyz (Johansen et Mayer, 1990).

Populace včelovitých blanokřídlých v neposlední řadě ovlivňuje i šíření nových chorob, postihujících jak domestikované včely medonosné, tak i čmeláky (chované i volně žijící).

Nejznámějším příkladem je zavlečení parazitického roztoče kleštíka včelího (*Varroa destructor*), původem asijského druhu, do Evropy, Ameriky i např. na Nový Zéland vlivem přepravy domestikovaných včel napříč zeměmi. Kleštík ve včelstvech způsobuje postupné slábnutí kolonie, kdy se včely líhnou s nedokonale vyvinutými křídly, zakrnělýma nohama či menším počtem noh. Dochází ke zkrácení délky života včel (Rosenkranz et al, 2010). U celé řady roztočů, kteří žijí v čmeláčích hnízdech, je mnohdy obtížné rozhodnout, zda se jedná o parazita nebo komenzála. Kromě parazitických roztočů aj. makroskopických bezobratlých např. zavíječ voskový, či zavíječ cizopasný, jejichž larvy se živí voskem a pylem v úlech (Kwadha et al., 2017), se mezi včelami a čmeláky šíří také patogenní prvoci, plísně, kvasinky, nebo i viry, žijící uvnitř, nebo i na povrchu těla blanokřídlých (Daněk et Markoš, 2005). Známým druhem viru nalezeným u čmeláků je tzv. *acute bee paralysis virus*, způsobující ochrnutí a je letální pro většinu čmeláků (de Miranda et al., 2010). *Entomopox virus* byl nalezen u dělnic čmeláků druhů *B. impatiens*, *B. pennsylvanicus* a *B. fervidus* v Severní Americe. U jedinců takto infikovaných nebyly nalezeny nepříznivé důsledky onemocnění. Goulson (2010) zmiňuje, že byl nalezen ve slinných žlázách, takže je pravděpodobné, že je přenášen kontaminovanou stravou. Vzhledem k výše uvedenému identifikoval tým kolem světově respektovaného specialisty na bionomii, ekologii i ochranářskou biologii čmeláků, prof. D. Goulsona (University of Sussex) základní předpoklady, nezbytné (ne však nutně dostačující) k úspěšné ochraně včelovitých blanokřídlých a zachování co možná největší části jejich biologické rozmanitosti. Goulson et al. (2015) spatřují tyto podmínky v (i) omezení používání pesticidů, (ii) zachování či spíše navyšování ploch umožňujících úspěšné hnízdění, (iii) zamezení introdukce nových druhů společně s přenášenými patogeny a (iv) zakládání a zajištění vhodné údržby sítě potenciálních potravních ploch s druhově bohatými porosty hojně a po celou sezónu kvetoucích druhů rostlin, atraktivních coby zdroj potravy pro opylovače.

5. Mortalita čmeláků v souvislosti s druhy r. *Tilia*

Jakkoliv jsou výše uvedené důvody ústupu opylovačů z krajiny pravděpodobně řádově významnější, nelze opomenout zmínit ani dlouho známý fenomén nálezů velkého počtu mrtvých, či umírajících čmeláků pod lípami (*Tilia* spp.). Ačkoliv je existence tohoto jevu známa desítky let, teprve v posledních dekáдах jsou publikovány četnější odborné studie s cílem hromadné úhyny čmeláků objasnit. Klíčovou kapitolu své práce tedy opírám o detailní rozbor dle mých znalostí všech dostupných, dosud publikovaných odborných studií na dané téma.

Jak je zřejmé z předchozích částí textu, pokles početnosti opylovačů je globálním jevem, jehož příčiny majoritně souvisí s rozvojem lidské civilizace a stále zesilujícími antropogenními tlaky na přírodní prostředí. Ubanizace je označována za jednoho z hlavních hybatelů dokladovaného mizení hmyzu, přičemž za hlavní přímé mechanismy dotčení opylovačů je považována ztráta hnízdních stanovišť a ochuzení potravní nabídky (McKinney 2008, Bates et al. 2011).

Ve městech jsou však přitom často vysazovány bohatě kvetoucí druhy stromů, jež mohou být dočasně významným potravním zdrojem, především pro generalistické opylovače (Hunter et Hunter 2008, Somme et al. 2016). Jedním z nejčastěji vysazovaných stromů v urbánním prostředí je lípa (*Tilia* spp., Malvaceae), temperátní rod stromu severní polokoule, obsahující asi 30 druhů (Pigott 2012). Různé druhy lip jsou používány často do alejí, lemujících silnice, zejména kvůli své odolnosti k suchému a horkému klimatu měst, fungujících jako „teplotní ostrovy“, ale i k zplodinám z dopravy, odolnosti vůči škůdcům apod. (Roloff et al. 2009, Pawlikovski 2010). V podmínkách České republiky jsou autochtonní dva druhy lip, lípa srdčitá (*Tillia cordata* Mill.) a lípa velkolistá (*T. platyphyllos* Scop.), které se však přirozeně kříží, přičemž vzniká hybridní lípa obecná (*T. europaea* L.). Kromě uvedených druhů se u nás běžně vysazuje také lípa stříbrná (*Tilia tomentosa* Moench), druh původní v oblasti jihovýchodní Evropy (Tutin et al. 1968). Všechny druhy lip bohatě kvetou v období od června do července, jejich období kvetení se zčásti překrývají, přičemž nejčasněji kvete lípa velkolistá a nejpozději lípa stříbrná. Celkové období květu lip trvá přibližně 6 týdnů, kdy poskytují snadno přístupný nektar i pyl především nespécializovaným opylovačům s krátkým sosákem – pestřenkám, mouchám a včelám vč. čmeláků (Pigott 1991), na jejichž opylení závisí jejich reprodukce.

Na jedné straně jsou lípy vyzdvihovány jakožto bohatý potravní zdroj pro včely a od středověku vysazovány coby včelí „pastva“ (Pigott 2012), na druhou stranu jsou přinejmenším od 16. století některými autory považovány za škodlivé (Bock 1551, Munting 1696). Důvodem

jsou opakované nálezy značných počtů mrtvých a umírajících blanokřídlých opylovačů pod lípami všech čtyř druhů a v mnoha zemích (např. Crane 1977, Madel 1977, Donath 1989, Mühlen et al. 1994, Pawlikowski 2010, Black et Vaughan 2013), přičemž výrazně víc postižení jsou čmeláci (Mühlen et al. 1994, Illies 2016, Argoti 2016, MV *pers. observ.* 2021). V tomto ohledu se nejvýznamnější hrozbou pro čmeláky zdá být lípa stříbrná (*Tilia tomentosa*), jež je po desetiletí s hromadným úhynem čmeláků nejčastěji spojována, avšak i pod zbývajících třemi druhy byly agregace mrtvých čmeláků nalézány, a to včetně areálu původního výskytu zmiňovaných druhů lip (cf. Jacquemart et al. 2018). Jak vyplývá z této přehledové práce, čmeláci tvoří cca. 75 % nalezených mrtvých jedinců blanokřídlých, přičemž dominantním druhem je mezi nimi *B. terrestris*, a to i přesto, že včely jsou výrazně početnějšími opylovači lip (např. Pawlikowski et al. 2010 zjistili na vzorkovaných jedincích dvou druhů lip v Toruni v meziročním srovnání 89 % resp. 91 % dominanci jedinců včely medonosné). V průběhu studia bylo k vysvětlení popsání jevu navrženo více odlišných hypotéz, jež níže uvádím spolu s kritickým vyhodnocením dostupné experimentální evidence.

5.1. Toxické složení nektaru líp

Historicky původní hypotézu, že lípy rodu *Tillia* mohou za úhyn čmeláků díky toxickému nektaru, poprvé publikovali Elwes a Henry v roce 1913. Geissler a Steche (1962), stejně jako Madel (1977) se později přiklánějí k názoru, že za toxicitu nektaru může přítomnost monosacharidu manózy, kterou za toxickou pro včely a čmeláky považovali již von Frisch (1928) a Staudenmayer (1939). Toxicita manózy byla odvozována ze struktury tohoto monosacharidu, jež je velmi podobná glukóze, která tvoří hlavní zdroj sacharidů, a tedy i energie pro čmeláky. Spekulovalo se o možném narušení metabolismu glukózy, skrze kompetici mezi glukózou a manózou o klíčový enzym hexokinázu během glykolýzy. Studie Saunders et al. (1969) a van Handela (1971) však hypotézu o kompetitivní inhibici glykolýzy vyvrátily, čemuž později poskytla podporu i studie de la Fuente et al. (1986). Toxický účinek byl následně vysvětlován metabolickým syndromem, při němž se hromadí meziprodukt rozkladu, manóza 6-fosfát, což vede k vyčerpání adenosintrifosfátu a následně k paralýze a smrti jedince (Sols et al. 1960). Uvedeným způsobem zdůvodňoval Madel (1977) výsledek experimentu, v němž (bez kontrolního pokusu) 8 čmeláků umístil do nádoby se sedmi květy *T. tomentosa*, přičemž všichni použité čmeláci zemřeli do 12 hodin. Tento biologický důkaz se zdál ve své době dostatečný, nicméně snaha o doložení manózy chromatografickým šetřením byla neúspěšná. Později však Baal et al. (1994) doložili, že nektar obsažený v pouhých sedmi

květech *T. tomentosa* pokrývá pouhá 2 % energetických nároků osmi uvězněných čmeláků a argumentovali prostou smrtí vyhladověním. Baal et al. (1994) a Krasenbrink et al. (1994) kromě toho znovu přezkoumali chemické složení nektaru pomocí plynové chromatografie. Chromatogramy, které publikovali, odlišují manózu od ostatních nektarových cukrů, přičemž v nektaru byly nalezeny a kvantifikovány cukry jako glukóza, fruktóza a sacharóza. Tyto analýzy jednoznačně ukázaly, že v nektaru *T. tomentosa*, *T. platyphyllos*, *T. cordata*, a *T. euchlora* se manóza nevyskytuje. Její nepřítomnost v nektaru lip potvrdili i Illies a Mühlen (2007), kteří zjistili pouze netoxické cukry sacharózu, glukózu, fruktózu a galaktózu (Illies a Muhlen, 2007).

Konečné zamítnutí původní hypotézy o toxicitě nektaru *T. tomentosa* díky přítomnosti manózy podpořil experiment, při němž Baal et al. (1994) krmili třicet jedinců *B. terrestris*, jež byli izolováni od okolí, nektarem *T. tomentosa*, aniž by následně prokázali přítomnost manózy. Ta totiž mohla být podle práce Geisslera a Stecheho (1962) i metabolitem trávení nektaru opylovači ve střevech či v hemolymfě pokusných jedinců. Čmeláci krmění výhradně nektarem *T. tomentosa* po dobu 5 dnů však nevykazovali žádné nežádoucí účinky. Baal et al. proto vyvrátili hypotézu otravy manózou v nektaru *T. tomentosa*, tudíž příčina úhynů byla nadále neznámá (Koch et Stevenson, 2017). Pozoruhodné však je, že i přes absenci faktické evidence přítomnosti manózy v nektaru *T. tomentosa* tato hypotéza hluboce zakořenila, a to nejen v technických či zahradnických příručkách (Hillier et Coombes 2002, Johnson et More 2006), ale i v odborné literatuře (Pawlikowski et al. 2010, Martinson et al. 2014), a dokonce i ve vládních nařízeních o kontrole škůdců (Brown, 2015).

Také další výzkum v oblasti se zaměřoval na detailní analýzu cukerných i necukerných (aminokyseliny, alkaloidy) složek nektaru, méně často i pylu (Jacquemart et al. 2018)) Mezitím Argoti (2016) provedla úplně první experimentální studii, ve které sledovala vlivy manózy a galaktózy na čmeláky, v níž dokumentuje toxické účinky obou cukrů – jak manóza, tak i galaktóza způsobily více než 70 % mortalitu při nejnižší dávce (0,5 mol) v experimentu s reakcí na dávku od 0,5 mol po 2 mol. Při podání manózy došlo k úhynu čmeláků rychleji, asi 50 % úhynu nastalo po 2 hodinách a 90 % po 8 hodinách. V případě galaktózy uhynulo 50 % čmeláků za 5 hodin a 90 % za 12 hodin. Lze shrnout, že cukry jako manóza a galaktóza jsou nejen pro čmeláky, ale i pro včely medonosné, toxické, přičemž jejich toxicita závisí na množství současně přítomné glukózy, to však samozřejmě nepotvrzuje přítomnost těchto složek v nektaru (Hatfield et al., 2021).

Nektar však může obsahovat taky nízké koncentrace ostatních, potenciálně toxických látek, jako jsou alkaloidy, fenolické látky apod. (Tiedeken et al. 2014). Ačkoliv mnohé

alkaloidy jsou pro včely toxické ve velkém rozsahu koncentrací, některé zároveň mohou působit i jako atraktanty (Buchmann 1993, Singaravelan 2005) a mít i profylaktickou nebo terapeutickou roli při snižování zátěže patogenů u opylovačů (Manson 2010). Podle Baracchiho et al. (2015) mohou proto čmeláci aktivně vyhledávat například nikotinem obohacený nektar, aby měli patogeny pod kontrolou.

Naef et al. práci (2004) poukázali na stopové množství nikotinu, kromě purinových alkaloidů kofeinu a teofylinu. Jacquemart et al. (2018) prováděli výzkum 4 druhů rodu *Tilia* (*T. cordata*, *T. platyphyllos*, *T. × Europaea*, *T. tomentosa*), které se běžně vyskytují v západní Evropě, kdy analyzovali složení nektaru a pylu. Výzkum byl obohacen o novou metodu velmi citlivé detekce nikotinu v nektaru – u žádného ze zkoumaných druhů lípy však nikotin nebyl zjištěn. Koncentrace různých aminokyselin se v nektaru jednotlivých druhů lišily, přičemž *T. platyphyllos* vykazovala nejvyšší koncentrace všech aminokyselin s výjimkou cysteinu, methioninu a fenylalaninu. Poměry sacharózy/hexóz se u druhů *Tilia* výrazně lišily, *T. tomentosa* obsahovala nejvíce sacharózy, v *T. × europaea* byly dominantní hexózy. Neprokázala se žádná stopa po manóze (<1,44 ng/μl), zatímco u některých zkoumaných druhů byly zjištěny stopy galaktózy, myoinositolu a rafinózy. Čmeláci živení výhradně květy *T. cordata* nebo *T. tomentosa* přežívali dokonce lépe než čmeláci bez přístupu ke květům jednotlivých druhů rodu *Tilia*. Zajímavým výstupem této práce, je zjištění, že studované druhy se navzájem liší v mnoha ohledech, týkajících se parametrů jejich květů. *Tilia tomentosa* nabízela více květů na metr krychlový, více pylových zrn na květ a více nektaru než ostatní zkoumané druhy *Tilia*. Celkový obsah cukru v nektarech *Tilia* se pohyboval v rozmezí od 0,24 mg na květ (*T. tomentosa*) do 0,06–0,10 mg (tři další druhy), tyto koncentrace se veskrze shodují i u prací jiných autorů zkoumajících danou problematiku (Baal et al. 1994, Krasenbrick et al. 1994, Argoti 2016).

Ani tato hypotéza tak fenomén hromadných úhynů čmeláků pod lípami dostatečně nevysvětlila, zmiňované alkaloidy nevysvětlují úmrtnost čmeláků po lipami, což (Fossen et al., 2019) ověřili i analýzou nektaru, odebíraného během tří let na více jedincích doposud spíše opomíjené hybridní lípy *T. x europaea*. Také pod stromy tohoto křížence našli vysoké počty mrtvých čmeláků, konkrétně druhů *B. hortorum*, *B. lucorum* a *B. pascuorum*, nicméně v nektaru nenalezli manózu ani stopy nikotinu, dalších alkaloidů, nebo ethanolu. Problematické jsou z tohoto pohledu výsledky prací, jejichž autoři určité koncentrace alkaloidů v nektaru lip naopak našli, např. výsledky studie Mathona et al. (2014), kteří zjistili výskyt nízkých koncentrací kofeinu, případně dílčí pozitivní výsledek studie Naefa et al. (2004), jež našli nikotin konkrétně v nektaru lípy srdčité. Baracchi et al. (2017) proto dále zkoumali vliv terpenů,

fenolů a alkaloidů. V prvním experimentu testovali, zda čmeláci dávají přednost nikotinem obohacným nektarům. Jednotliví čmeláci měli na výběr ze dvou druhů květů, které obsahovaly 30% roztok sacharózy, ale lišily se barvou a obsahem nikotinu. Byly použity tři různé koncentrace nikotinu, dvě v přirozeném rozmezí (1-ppm a 2,5 ppm) a jedna řádově vyšší (50-ppm). Nejvíce atraktivní byla pro čmeláky nízká koncentrace (1-ppm), zatímco vysoká koncentrace (50-ppm) byla repelentní. Vyšší přirozená koncentrace (2,5-ppm) alkaloidu neovlivnila preferenci. Čmeláci tak byli současně vystaveni dvěma květům s nektarem o stejném objemu kalorií, avšak obsahujícím jiné množství nikotinu. Odradila je pouze nepřirozeně vysoká koncentrace alkaloidu.

Druhý experiment byl navržen tak, aby otestoval, zda je alkaloid schopen ovlivnit asociativní učení. Čmelákům byla předložena řada pěti druhů květů – pouze s vodou, s roztokem sacharózy, roztokem sacharózy s 1-ppm nikotinu, s roztokem sacharózy s 2,5-ppm nikotinu, a s roztokem sacharózy s 50-ppm nikotinu. Bylo zjištěno, že přítomnost alkaloidu v nektaru významně zvyšuje asociativní schopnost učit se. Během testu hledání potravy všechny skupiny zlepšily své výkony, což ukazuje, že se naučily navštěvovat květiny s kalorickou odměnou a vyhýbat se těm bez. Přesnost čmeláků při výběru květů, byla vyšší u těch, kde se nacházel roztok nikotinu a sacharózy. Účinek byl však závislý na dávce, pouze vysoká přirozená koncentrace nikotinu (2,5-ppm) výrazně zvýšila rychlost učení se testem, zatímco další dvě testované dávky nikoli. Autoři na základě těchto výsledků docházejí k závěru, že alkaloid nikotin má hluboký vliv na učení, a to v závislosti na dávce. Čmeláci se naučí rychleji rozlišovat květy, které jsou obohaceny pouze o 2,5 mg nikotinu. Výsledky poukazují na to, že alkaloidy zvyšují stálost opylovačů na květech a otevírají nové perspektivy v koevolučním procesu mezi rostlinami a opylovači. Jejich účinky na chování čmeláků při hledání potravy a vytrvalost při návratu k „prázdným“ květinám by však měly být dále experimentálně testovány.

Kromě toho, ačkoliv bylo publikováno mnoho studií, zaměřených na osvětlení chemického složení nektaru lip, doposud byly provedeny pouze dvě práce, zabývající se chemickým složením a množstvím produkovaného pylu (Somme et al. 2016, Jacquemart et al. 2018), žádná z nich neinformuje o přítomnosti jakékoliv toxické látky v pylu u žádného ze sledovaných druhů lip.

5.2. Intoxikace pesticidy

I přesto, že se podařilo vcelku přesvědčivě vyvrátit hypotézu, že lípa stříbrná (nebo jakákoliv jiná z testovaných druhů) sama o sobě tráví čmeláky, může tak činit nepřímo, po aplikaci pesticidů. V některých zemích jsou lípy příležitostně ošetřovány postřiky insekticidů proti mšicím. Ve státu Oregon tyto přípravky, aplikované na lipové aleje *T. cordata* v městě Wilsonville zahubily přes 50 000 čmeláků (Hopwood et al., 2016). Vzhledem k rozšířené mylné představě o přítomnosti toxické manózy, některé tehdejší zdroje chybně vinily právě přirozeně se vyskytující cukry v lípách ze zavinění masového úhynu čmeláků. Oregonské ministerstvo zemědělství však provedlo testy, které zjistily přítomnost neonikotinoidu dinotefuranu, či jeho reziduí. Insekticid se silně neurotoxickými účinky na hmyz byl sice na lípy aplikován před obdobím jejich kvetení, avšak jedná se o tzv. systémový insekticid, který se vstřebává do všech rostlinných pletiv a jeho následné koncentrace v nektaru a pylu mohou být pro včely likvidační (Goulson 2013). Používání neonikotinooidů by mělo být zakázáno (Koch et Stevenson, 2017) a recentně vešly v platnost (byť silně omezené) regulativy jejich použití v zemědělské produkci v EU. Zákaz vstoupil v platnost v prosinci v roce 2013 a trval 2 roky. Týkal se látek imidacloprid, thiametoxam, clothianidin. Poté v roce 2018 proběhlo hlasování, ve kterém Česká republika, Rumunsko, Dánsko a Maďarsko požádaly o výjimku zákazu, pro pěstování řepy cukrovky (*Beta vulgaris*). Výjimce vyhověno nebylo (Dowler et Clarke, 2020). Ačkoliv lokálně byla zjištěná mortalita včelovitých blanokřídlých pod lípami zapříčiněna prokazatelně předchozí aplikací insekticidu, proti obecné platnosti hovoří v první řadě fakt, že zmíněný jev byl popisován dávno před vznikem prvních pesticidních přípravků (poprvé písemně zaznamenán již v 16. století). Kromě výše uvedeného je evidentní, že většině zaznamenaných masových úhynů čmeláků pod lípami nepředcházelo ošetření stromů jakýmkoliv insekticidním přípravkem (Koch a Stevenson 2017).

5.3. Vyhladovění

Úhyn čmeláků byl tedy i přes faktickou absenci důkazů nadále ve všeobecném povědomí připisován toxickému působení manózy v nektaru. Později byly zformulovány hypotézy vyhladovění, jakožto důsledku nízkého objemu nektaru v pozdní fázi kvetení stromů, jenž ovšem čmeláci, uvyklí na vydatný zdroj potravy, i nadále navštěvují. Čmeláci k tomu, aby udrželi normální aktivitu, potřebují velké množství potravy, energeticky ekvivalentní 0,2-0,5 cal/min (Lande et al., 2019). Po několika hodinách bez dodávky energie nejsou schopni letu, uvedené platí tím spíše při nízkých vnějších teplotách.

Baal et al. (1994) zjistili, že téměř mrtví čmeláci nalezení pod lípami se zotavili poté, co byli krmeni nektarem ze stejného stromu, což naznačuje, že neschopnost letu byla způsobena energetickým deficitem (Lande et al., 2019). Lande et al. (2019) zkoumali výše naznačenou hypotézu, když sledovali objem nektaru v květech stromů lípy srdčité, pod nimiž pozorovali plazící se nebo mrtvé čmeláky (*B. vosnesenskii*), sběr prováděli v ranních hodinách při relativně nízkých teplotách. Jako prvním se jim podařilo prokázat přítomnost alkaloidu trigonelinu, krom toho opět doložili absenci manózy. Dospěli k závěru že, když je teplota okolí nízká, čmeláci s energetickým deficitem nejsou schopni udržet hrudní teplotu potřebnou pro let (vnitřní teplota 30 °C), a tudíž padají na zem, lezou a nakonec uhynou. K energetickému deficitu by mohlo dojít, pokud jedinci čmeláků pokračují ve sběru nektaru na lípě i přes jeho omezenou dostupnost, buď kvůli dříve energeticky bohatému zdroji, nebo kvůli trigonelinem spuštěné paměti. Obecně známý fakt o alkaloidech napovídá, že trigonelin spouští u čmeláků tzv: “trigonelline triggered memory” a čmeláci jsou tak “věrní” i květům s malým obsahem nektaru (po předešlé zkušenosti velkého obsahu nektaru, a tak i alkaloidu trigonellinu). Mají tak málo živin a při teplotách pod 30 °C nejsou schopni vzlétnout, tedy ani nalézt potravu, a tak nakonec umírají hladem (Lande et al., 2019).

Surholt a Baal (1994) si všimli kolonie *B. terrestris*, kteří pobývali blízko *T. tomentosa* po dobu 11 denního období kvetení. Produkce nektaru končila 8. den od začátku kvetení, od této doby byli pod stromy nalézáni umírající nebo mrtví jedinci. Tento pokles dostupnosti nektaru může vést k intenzivnímu hladovění. Vyhladovění pod *T. tomentosa* pozoroval i Illies a Mühlen (2007), kteří zaznamenali, že počet mrtvých čmeláků se během sezóny zvyšoval a na konci období květu dosáhl maxima. Během této doby vylučují květy méně nektaru, ale čmeláci pokračují v návštěvách. Hypotézu podporuje analýza zásob cukru v tělech čmeláků, kdy pod lípou stříbrnou zbyla testovaným jedincům čmeláků méně než třetina energetických zásob ve srovnání s čmeláky odchycenými na *T. cordata* nebo *T. platyphyllos* (Koch et Stevenson, 2017). Surholt a Baal ve svém experimentu dokazují, že čmeláci, kteří byli nalezeni pod lípami a byli následně krmeni tímto nektarem se plně zotavili po 30–40 min.

Vinnes et al. (2022) zkoumali náhodný vzorek *B. terrestris* čmeláků, které nasbírali v poli (n = 95) ten byl vysušen, jejich velikost byla změřena a zvážena předtím, než byly porovnány se dvěma kontrolními skupinami sestávajícími z čmeláků (*Bombus terrestris*) z uměle chovaných kolonií zakoupených od společnosti BOMBUS AS. První kontrolní skupinu tvořila zvířata uhynulá hlady (n = 34), druhá skupina čmeláků byla odebrána přímo z chovného hnízda a usmrcena (n = 49). Následně byli všichni čmeláci sušeni v sušárně (50 °C, >40 °C). Poté byli všichni jedinci změřeni a zváženi. Vzhledem k tomu, že délka křídla koreluje s

tělesnou hmotností u mnoha druhů čmeláků, byla jako velikostní měřítko použita délka křídel. Tělesná hmotnost uhynulých divokých čmeláků byla mnohem nižší než tělesná hmotnost nasycených čmeláků chovaných v chovech, a jen o málo větší než tělesná hmotnost chovaných čmeláků uhynulých hlady.

Hladovění ale samo o sobě nemůže vysvětlit příčinu úmrtí u všech doložených masových úhynů čmeláků pod lípami. Mrtví čmeláci pod lípami byli nalezeni i přes dostatek kvetoucích rostlin kupříkladu v parcích v městech Osnabruck a Gera v Německu, dále pak v Royal Botanic Gardens v Británii v červenci 2016, kde se našlo přes 403 mrtvých jedinců pod *T. tomentosa* v době kvetení jiných rostlin, což dokazuje, že nektaru kolem bylo dostatek (Koch et Stevenson, 2017). Možné vysvětlení nabízejí na základě výsledků své recentní práce Lande et al. (2019), kteří provedli pomocí kapalinové chromatografie analýzu celkem 123 metabolitů ve včelích hrudních svalech, z nichž se více než 25 procent lišilo obsahem mezi zdravými a plazícími se čmeláky. Testování odhalilo celkem třicet dva metabolitů, které se významně liší v maximálních naměřených hodnotách mezi svaly zdravých a plazících se čmeláků. Analýza metabolických drah provedená v hrudní svalovině s 34 metabolity, které se významně lišily u zdravých a plazících se jedinců, identifikovala dvě metabolické dráhy, jejichž složky byly přítomny výrazně častěji, než se očekávalo. Jednalo se o cyklus TCA (Krebsův cyklus), a metabolismus alanin-aspartát-glutamátu. V analýze pomocí tzv. tepelné mapy se ukázalo, že všechny metabolity zapojené do cyklu TCA u zdravých čmeláků byly přítomny v průkazně vyšších hladinách. Cyklus TCA, je primární vazbou na oxidativní fosforylaci a produkci ATP, která je klíčová pro svalovou kontrakci. Nižší hladiny metabolitů TCA u lezoucích jedinců) naznačuje, že je ovlivněn centrální metabolismus. Sacharidy z nektaru vstupují do TCA cyklu a procházejí několika meziproducty, uvolňují NADH, což vede k produkci ATP a je zřejmé, že snížení těchto meziproductů v plazících se jedincích odpovídá nedostatku sacharidů. Celkovému vyčerpání čmeláků napovídá také fakt, že obsah trehalózy u zdravých a mrtvých/plazících se čmeláků se výrazně liší. Zatímco u zdravých je trehalóza pod detekovatelnou hranicí, u plazících se čmeláků byla nalézána pravidelně. Předpokládá se, že zdravý čmelák má vyšší rychlost metabolismu a je schopen trehalózu odbourávat na glukózu a její hladiny jsou tak minimální.

Důležitý je však především fakt, že v rámci této studie byla poprvé zjištěna přítomnost alkaloidu trigonelinu v lipovém nektaru. Význam tohoto zjištění je zásadní, protože bylo doloženo, že příbuzné alkaloidy ovlivňují volbu navštěvovaných potravních zdrojů ve smyslu silné preference těch s obsahem alkaloidu (Wright et al. 2013, Baracchi et al. 2017), i na úkor

efektivity získávání zdroje – jinými slovy, čmeláci mohou být podle interpretace Landeho et al. (2019) neodolatelně přitahováni i k nedostatečně vydatným zdrojům nektaru.

Výsledky této studie se jeví jako velmi slibné, ovšem práce norského týmu vědců (Fossen et al. 2019) následně detailně testovala chemické složení nektaru *T. x europaea*, získaného ze stromů, pod nimiž byli nalezeni početní mrtví čmeláci tří druhů (*B. hortorum*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*). Nektar nejenže neobsahoval manózu ani žádný rostlinný alkaloid, ale nadto byl dostupný během celého období, kdy byli mrtví čmeláci pod stromy nalézáni.

5.4. Úhyn způsobený stářím nebo predací

V závislosti na druhu čmeláků je období života jedinců (dělnic) v délce 2-6 týdnů. Mnoho druhů čmeláků končí životní cyklus v červenci nebo srpnu (Goulson, 2010). V severní Evropě může být životní cyklus prodloužen do září. *T. tomentosa* kvete později než ostatní druhy lípy, v Evropě od poloviny července do začátku srpna. Mnoho druhů čmeláků se v tomto období blíží ke konci cyklu svých kolonií. Úmrtnost u čmeláků se zvyšuje s věkem. Mnoho čmeláků tedy v této době umírá přirozenou smrtí, což může vyvolávat klamný dojem toxicity potravního zdroje (stromu), pod nímž jsou mrtví jedinci nalezeni. Na základě výše uvedeného byla formulována hypotéza, kterou následně testovali Mühlen et al. (1994), kteří rozřadili 4013 mrtvých čmeláků, sebraných pod lípami do pěti věkových kategorií na základě opotřebení křídel a ochlupených částí těla. Výsledkem studie bylo zjištění, že z celkového počtu mrtvých čmeláků nalezených pod lípami bylo jen 6 % identifikováno jako staří čmeláci. Převážná většina mrtvých jedinců se skládala z mladších věkových tříd, a to včetně mladých královen.

Vinnes et al. (2022) také sbírali uhynulé jedince pod lípami. Ze všech sebraných čmeláků ($n = 500$) mělo 51 % poranění břicha pravděpodobně způsobená predací, u čmeláků ($n = 25$) činilo 72 % a mezi dělnicemi ($n = 456$) 49 %. V datech existovala významná pozitivní souvislost mezi podílem mrtvých čmeláků a časem v sezóně. Předpokládaný podíl nalézáných mrtvých čmeláků, se zvýšil o 0,86 v horizontu 15 dní.

Na základě dvou provedených studií nelze tvrdit, že příčinou hromadných úhynů čmeláků po lípami je stáří nebo predace. Hypotézu nepodporuje ani Bolingmovo (2018) pozorování, sýkor koňader, konzumujících sebrané čmeláky v norském Trondheimu. Jeho teorii nepodpořilo žádné přímé pozorování ptačí predace vedoucí ke smrti některého ze sebraných mrtvých čmeláků. Skutečnost, že většina mrtvých čmeláků shromážděných pod

lípami v Bergenu (Fossen et al., 2018) nevykazovala žádné známky predace dále svědčí proti klíčové roli predace ve věci mrtvých čmeláků pod lípami.

5.5. Manipulace pomocí chemických látek

Jak je známo, rostliny mohou chemicky manipulovat s chováním opylovačů, optimalizují tak opylování i přes případnou počáteční nevýhodu vůči opylovači. Čmeláci navštěvují lípy i na konci období květu, kdy již květy produkují jen malý objem nektaru. Illies (2005) spekoval, že vůně *T. tomentosa* může napodobovat dosud neznámé feromony čmeláků, což způsobuje, že jedinci navštěvují lípu bez toho, aniž by využili nektar, a působí tak jako „pachová past“. Vracející se čmelák pak v hnízdě produkuje 3 feromony: eucalyptol, farnesol a ocimene. Všechny tři feromony se vyskytují v nektaru druhu *Tilia*. Vystavení látkám buď na stromě, nebo v kolonii prostřednictvím vracejících se sběračů s touto vůní by mohlo vést ke smyslovému zkreslení a zvýšit intenzitu hledání zdroje i v době nízké produkce nektaru. Jedná se tedy o podobný princip jako výše uvedený vliv alkaloidu kofeinu, který má za výsledek manipulaci se čmeláky, aby v období nedostatku nektaru pokračovali ve snaze jej sbírat, čímž dojde k jejich vyhladovění (Koch et Stevenson, 2017).

Pro vysvětlení přítomnosti feromonů nebo kofeinu v nektaru bylo navrženo mnoho adaptivních hypotéz, včetně odrazování „lupičů“ nektaru, změny chování opylovačů a poskytování antimikrobiálních látek, které mohou být prospěšné jak rostlině (zachováním kvality nektaru pro opylovače), tak opylovačům (medikací proti škodlivým patogenům a parazitům) (Tiedeken et al., 2014). Nektar nadto běžně kolonizují mikroorganismy, které mohou pozměňovat obsah nektaru (alkohol, pH, vůni, obsah sacharidů). Intoxikace alkoholem byla u hmyzu v minulosti popsána, posloužila tudíž i jako jedna z alternativních hypotéz, usilujících o vysvětlení úhynů čmeláků po lípami. Fossen et al. (2019) ovšem v nektaru studovaných lip *T. europaea* přítomnost ethanolu nezjistili. Těkavé látky (kofein, nikotin aj.), které byly některými autory zaznamenány v lipovém nektaru jsou navíc běžné v rostlinách, které nejsou spojovány s úhynem čmeláků ani včel (Koch et Stevenson, 2017)

6. Závěr

Ekosystémová služba opylování, již opylovači poskytují, je nedílnou součástí a vlastně i podmínkou zachování druhové rozmanitosti života na planetě Zemi. Samotná zoogamie má pro člověka komerční nevyčíslitelný hospodářský význam. V celosvětovém měřítku jsou opylovači zásadně důležití pro produkci hospodářských plodin. Daily et al. (1997) uvádí, že rostliny – z nichž většina je entomogamní – zpětně přispívají k mnoha ekosystémovým službám, jako je filtrace vody, sekvestrace uhlíku a ochrana před povodněmi a erozí. Podle Wagnera et al. (2012) opylovači přispívají i k biologické kontrole plevelů, zemědělských škůdců (např. larvy pestřenek), přenašečů nemocí a dalších organismů, které se vyskytují v zemědělství. Úbytek opylovačů pozorujeme od 50. let 20. století, některé zdroje zmiňují již počátek 20. století (Abrol, 2011). Tato krize se týká i čmeláků, jakožto velice důležitých opylovačů temperátní klimatické zóny. Hlavní příčiny globálního úbytku početnosti opylovačů v krajině souvisejí se stále se zesilujícími antropogenními tlaky na přírodní prostředí, coby důsledku rozvoje lidské civilizace. Jedná se zejména o urbanizaci, která je jedním z hlavních hybatelů úbytku hmyzu (McKinney 2008, Bates et al. 2011). Mezi další příčiny patří výskyt nepůvodních druhů, choroby a změna potravních zdrojů (Sánchez-Bayo et Wyckhuys 2019, Wagner et al. 2021, Thomas et al. 2004, Kluser et Peduzzi 2007, Goulson et al. 2015).

S ohledem na čmeláky lze zmínit i hrozbu, již se zdají být některé druhy lip (*Tilia* spp.), především lípa stříbrná (*T. tomentosa*), která je s jejich hromadnými úhyny spojována již celá desetiletí. Čmeláci tvoří cca. 75 % mrtvých jedinců blanokřídlých, nalézáných pod lípami, z nich nejpočetnější je *B. terrestris* (Koch et Stevenson, 2017).

Mortalitu čmeláků, nalézáných pod lípami, mají ambice vysvětlit různé hypotézy. Nejpůvodnější z nich předpokládala, že nektar z lip obsahuje sacharid manózu, který je pro včelovité blanokřídlé jedovatý (Elwes a Henry 1913). Následující studie byly zaměřeny na objasnění příčin toxicity manózy, za kterou práce Staudenmayera (1939), Geisslera et Stecheho (1962) a Madela (1977) označily kompetitivní inhibici glykolýzy. Studie Saundersona et al. (1969) a van Handela (1971) původní předpoklad vyvrátily a autoři toxický účinek vysvětlují jako metabolické onemocnění čmeláků, které vysvětlují jako metabolický syndrom, při němž se hromadí meziproduct rozkladu, manóza 6-fosfát, což vede k vyčerpání adenosintrifosfátu a následně k paralýze a smrti jedince. Baal et al. (1994) a Krasenbrink et al. (1994) zkoumali chemickou složku nektaru, avšak našli pouze sacharidy glukózu, fruktózu a sacharózu, avšak nikoliv manózu. Toto zjištění potvrdili ve svých studiích i Illies et Mühlen (2007), Argoti (2016), Koch et Stevenson (2017), Jacquemart et al. (2018) a Fossen et al. (2019).

Na základě důkladné a opakované evidence je tedy hypotézu o přítomnost manózy možno definitivně zamítnout, dále však byly formulovány alternativy, cílicí na přítomnost jiných toxických látek jako jsou pesticidy a jejich rezidua, alkaloidy, případně ethanol v nektaru lip. Insekticidy použité na lípy v Oregonu, coby ochrana proti mšicím, zahubily následně díky systémovému účinku použitého derivátu nikotinu 50 000 čmeláků (Hopwood et al., 2016), nicméně jedná se o ojedinělý případ, nadto existence nálezů hromadně uhynulých čmeláků pochází i z dob dlouho před použitím prvních pesticidů.

Další možností jsou podle Buchmanna (1993) a Singaravelana (2005) sekundární metabolity v nektaru, které mohou působit jako atraktanty. Naef et al (2004), Manson (2010) a Baracchi et al. (2015) se zaměřili na alkaloidy kofein a nikotin, které mohli čmeláci vyhledávat preferenčně v rámci přirozeného terapeutika proti patogenním organismům. Naef et al (2004) a Mathon et al. (2014) zjistili přítomnost kofeinu v nektaru, Tiedeken et al. (2014) uvádí, že 16,2 ppm (0,1 mmol/l) nikotinu je pro *Bombus terrestris* smrtící dávka, i když toto zjištění nepodpořily výsledky experimentálního podávání látky jedincům tohoto druhu – nebyla zjištěna žádná změna v přežití jedinců. Závěrem studie provedené Baracchim et al. (2017) bylo, že terpeny, fenoly a alkaloidy zvyšují stálost opylovačů na květech. Fossen et al. (2019) však žádné z uvedených látek v nektaru lípy *T. x europaea* nenalezli, přestože pod stromy zaznamenali velké počty čmeláků, na základě svých výsledků tedy rozporují minimálně obecnou platnost této hypotézy.

Na základě výše uvedeného proto můžeme dospět k závěru, že v nektaru lip dosud nebyly detekovány žádné toxické sloučeniny, které by vedly k přímé mortalitě čmeláků.

Další hypotéza tvrdí, že květy neobsahují v období pozdní fáze kvetení dostatek nektaru pro výživu čmeláků, kteří v důsledku toho hynou hlady. Baal et al. (1994) zjistili, že po nakrmení hladovějících čmeláků květy *Tilia*, dojde opět k zotavení. Zotavení potvrdili i Surholt et al. (1993). Illies (2005) spekuloval, že lípa vylučuje feromony, které působí jako „pachová past“, manipulující s chováním opylovačů, podobně jako nikotin. Lande et al. (2019) zjistili přítomnost alkaloidu trigonelinu, který může pravděpodobně vést v důsledku návykovosti látky opakované navštěvování květů i s nízkým objemem nektaru. Čmeláci tak nemají dostatek živin a při teplotě pod 30 °C nejsou schopni vzlétnout v důsledku kalorického deficitu a následně umírají hlady. Teorii vyhladovění podporuje i experiment při kterém Lande et al. (2019) analyzovali 123 metabolitů v hrudních svalech čmeláků, zdravých a plazících se. Závěrem bylo, že snížení meziproduktů v metabolické dráze TCA odpovídá nedostatku sacharidů u plazících se čmeláků. Odlišným metodickým přístupem vyhladovění nepřímo dokládají i Vinnes et al. (2022).

Konečně poslední hypotéza předpokládá přirozené příčiny smrti čmeláků v pouhé koincidenci s dobou kvetení líp. V závislosti na druhu čmeláků je období života dělnic v rozmezí 2-6 týdnů a vrcholí právě ve vrcholu kvetení líp. Mühlen et al. (1994) zjistili, že většinu mrtvých čmeláků tvořily dělnice, což zdánlivě přispívá k věrohodnosti hypotézy, avšak na druhou stranu uváděli, že pouze 6 % úmrtí bylo zapříčiněno stářím. Podle Koča a Stevensona (2017) tedy stáří a pozdní fáze sezóny hnízd čmeláků nevysvětlují jejich hromadné úhyny pod lípami. Stejně tak byla zamítnuta prediční hypotéza, původně navržená Vinnesem et al. (2022), a to pro absenci důkazů o predičním chování ptáků, coby primární příčině smrti čmeláků.

Na základě pečlivého studia vši shromážděné odborné evidence tedy dosud nelze dospět k žádnému jednoznačnému závěru stran příčin sledovaného jevu. V ojedinělém případě byla mortalita způsobena zjevně expozicí čmeláků insekticidu, aplikovaném dříve v sezóně s cílem potlačit hmyzí škůdce. Dále lze s jistotou vyloučit původní hypotézu o otravách čmeláků způsobených manózou – ta totiž přes opakované úsilí nebyla detailními chemickými analýzami v nektaru žádného z „podezřelých“ druhů lip zjištěna. Stejně tak je možno odmítnout i vysvětlení „predičního“ typu a pravděpodobně i přirozenou senescenci.

Všechny ostatní navržené hypotézy trpí nedostatkem experimentálního ověření, případně existují protichůdné závěry dosud provedených studií. Řešení této ekologické hádanky tedy zatím zůstává skryto a podněcuje k dalšímu výzkumu, stejně jako patrná disproporce v mortalitě čmeláků a dalších blanokřídlých. Ačkoliv lípy navštěvují i různé taxony samotářských včel, z nichž nejvýznamnější jsou bezesporu drvodělky (*Xylocopa* spp.), klíčové bude přesto patrně identifikovat případné rozdíly v metabolických drahách včely medonosné, jež zůstává popisovaným jevem nezasazena, a čmeláků.

Vodítko k zaměření dalšího výzkumu by mohlo poskytnout taky jasné vyloučení existence tohoto jevu v přirozených prostředích, tj. v zásadě mimo města, kde jsou lípy vysazovány na veřejných, často viditelných a přehledných místech s krátkou vegetací (např. parky, dlážděné chodníky). Je tedy možné, že jsou zde uhynulí čmeláci lépe viditelní než v přirozeném prostředí s vysokou vegetací.

7. Praktická část

V praktické části práce se zabývám návrhem činností, zaměřených na podporu společnosti opylovačů v urbánním prostředí, které lze realizovat v rámci školního vzdělávání v průběhu hodin biologie, anebo pracovních činností. Sestrojení hmyzího domečku pomůže žákům k zdokonalení manuální činnosti, aktivnímu přemýšlení a zlepšení prostorové představivosti. Při sestavování dle stručného návodu a doplňování přírodních materiálů do volných prostorů domku navíc dochází k rozvoji jejich kreativity. Tento projekt je vhodný zejména pro starší žáky druhého stupně, případně i pro žáky středních škol. Složitost domku či obsah návodu lze upravit na požadovanou náročnost dle schopností žáků.

Tento projekt je vhodné realizovat z několika důvodů. První z nich je podpora ubývajících skupin opylovačů. Dalším důvodem je nutnost poukázat v rámci vzdělávání na důležitost hmyzu a jeho prospěchu pro lidstvo. Opylovači mají velký vliv na množství úrody, můžeme se díky nim vypořádat se škůdci dokonce i bez chemizace. Opylovači jsou také důležitou součástí potravního řetězce a jejich pokles početností má vliv na celkový ekosystém planety Země.

Žáci mají díky tomuto školnímu projektu možnost pozorovat hmyz, který se zabydluje, určovat jednotlivé zástupce a vizualizovat si je. Nejčastějšími obyvateli bývají zejména včely samotářky, pestřenky, škvoři, slunéčka. Struktura společenstva obyvatel a zejména jejich početnost je závislá nejen na materiálech použitých ke konstrukci domku, ale i na vlastní lokalitě umístění domečku. Ideální lokalitou je ovocný sad. Domeček jako takový by měl být orientován na východní stranu, což by mělo zajistit jeho obyvatelům dostatečný přísun slunečního záření a s ním spojeného tepla.

Domeček pro hmyz je možné konstruovat různými způsoby. Je zde možné kombinovat materiály přírodní s těmi umělými, případně kovy. Například pro zednici třírohou se využívají dřevěné konstrukce s výplní z recyklovaného papíru. Dalším typem výplně může být jíla, který se stává útočištěm pro druhy, které si běžně budují mělká hnízda v zemi nebo také v ulitách plžů. Co se týče velikosti, platí zde přímá úměra, čím větší, tím lepší. Jako výplň mohou sloužit i dřevěné špalíky s navrtanými dírami různých průměrů. Od 3 mm pro ty nejmenší druhy až po 9 mm pro ty velké. Stejně otvory mohou být vyvrtány i do cihel. Zde je vhodné použít klasické pálené cihly oproti například Ytongu, který má značně kratší životnost ve venkovních podmínkách. Druhy, které se vykusují hnízda v měkkém parenchymetickém pletivu, vyžadují dostatečné množství hojně rozšířeného rákosu. Pro ty nejmenší druhy, které vyhledávají

prostředí polodutin, je vhodné domeček vybavit borovicovými šiškami doplněnými senem či slámou. Pro účely pozorování hnízdění jednotlivých druhů je vhodné domeček vybavit zadní stranou z čírého plexiskla.

V rámci biologických kroužků lze nechat žáky navrhovat domky dle jejich kreativity, případně mohou sbírat potřebný materiál na vycházce v přírodě. Stavbou domečku projekt nekončí. Je potřeba jej pravidelně kontrolovat, zda jej nenapadly plísně či parazité. V pravidelných intervalech je také třeba měnit přírodní výplň, a to zejména koncem podzimu či začátkem jara. Vhodnější je spíše obnova začátkem jarního období, z důvodu přirozeného vyprázdnění domečku vlivem vývoje jeho obyvatel (Bogusch 2019, Krieg et al. 2009).

Výrobní postup



Materiál:

- Deska tl. 18 mm
- Pletivo s libovolnou velikostí ok
- Bambusové dutinky Ø 10 mm, délka 150 mm
- Polínko délka 150 mm
- Šišky X ks
- Sláma
- Hřebíky 30 ks

Nástroje:

- Štípačky
- Kladívko
- Ruční pilka
- Metr
- Vrtačka + libovolné průměry vrtáků

Pracovní postup:

1) Nařezání desek

- Nástroje: ruční pilka, metr
- 2x bočnice 150 x 275 mm (zkosení 18x45°)



- 3x podstava 200 x 150 mm, 1x díl střechy 168 x 177 mm, 1x díl střechy 168 x 195 mm



- 1x záda 236 x 375 mm (2x zkosení 118 x 45°)



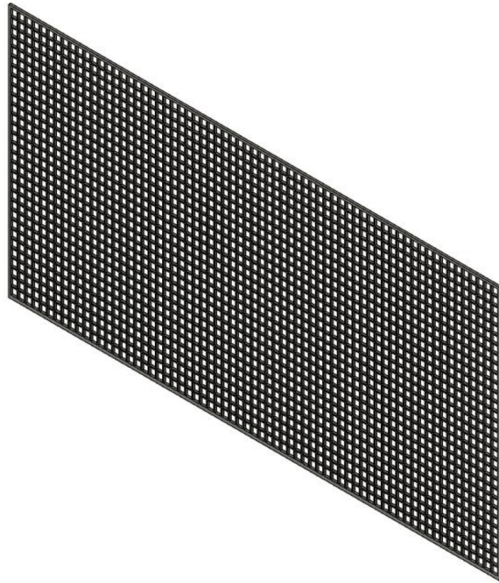
2) Vyvrtání polínka

- Vrtačka, libovolné vrtáky
- Maximální délka polínka je 150 mm, průměr ideálně 110 mm



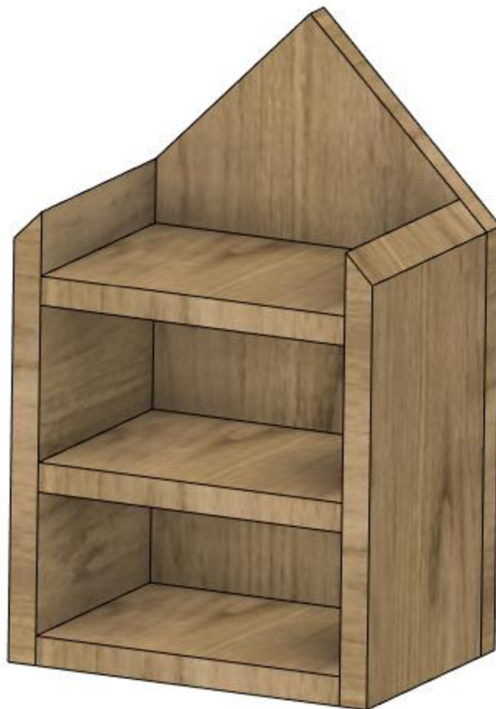
3) Nastřihání pletiva

- Štípačky
- Rozměry pletiva 122 x 236 mm



4) Stlučení desek – základ

- Kladívko, hřebíky



5) Stlučení desek – stříška

- Kladívko, hřebíky



6) Vložení výplně (šišky, sláma, polínko, bambusové dutinky)

7) Připevnění pletiva

- Kladívko, hřebíky



8. Zdroje

- Abrol, D. P. (2011). *Pollination biology: biodiversity conservation and agricultural production*. Springer Science & Business Media, Berlin.
- Argoti, A. G. (2016). Bees Associated with Linden (*Tilia* spp.) Trees and their Susceptibility to Toxic Sugars in Nectar.
- Armbruster, W. S., & Patiny, S. (2012). *Evolution and ecological implications of “specialized” pollinator rewards* (pp. 44-67). Cambridge: Cambridge University Press.
- Baal T, Denker B, Mühlen W, Surholt B. (1994). Die Ursachen des Massensterbens von Hummeln unter spätblühenden Linden. *Nat. Landsch.* 69, 412–418.
- Baracchi, D., Brown, M. J. & Chittka, L. Behavioural evidence for self-medication in bumblebees? *F1000Research* 4 (2015). 20. Thorburn, L. P., Adler, L. S., Irwin, R. E. & Palmer-Young, E. C. Variable effects of nicotine and anabasine on parasitized bumble bees. *F1000Research* 4 (2015).
- Baracchi, D., Marples, A., Jenkins, A. J., Leitch, A. R., & Chittka, L. (2017). Nicotine in floral nectar pharmacologically influences bumblebee learning of floral features. *Scientific Reports*, 7(1), 1951.
- Bates, A. J., Sadler, J. P., Fairbrass, A. J., Falk, S. J., Hale, J. D., & Matthews, T. J. (2011). Changing bee and hoverfly pollinator assemblages along an urban-rural gradient. *PloS one*, 6(8), e23459.
- Bogusch, P. (2019). *Domečky pro včely a užitečný hmyz*. Praha: Grada. ISBN 978-80-271-2510-4.
- Bollingmo, T., (2018). Lindefella. <http://humleskolen.no/nyheter/lindefella>.
- Bonmatin, J. M., Marchand, P. A., Charvet, R., & Colin, M. E. (2004). Fate of systemic insecticides in fields (imidacloprid and fipronil) and risks for pollinators. In *Proceeding of the First European Conference of Apidology (Eurbee)* (p. 118). AGF: Udine, Italy.
- Brooks, D. R., Bater, J. E., Clark, S. J., Monteith, D. T., Andrews, C., Corbett, S. J., ... & Chapman, J. W. (2012). Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. *Journal of applied Ecology*, 49(5), 1009-1019.

- Brown K. (2015). Pesticide advisory: permanent rule prohibiting the use of dinotefuran, imidacloprid, thiamethoxam, and clothianidin on linden trees. Portland, OR: Oregon Department of Agriculture. See <https://www.oregon.gov/ODA/shared/Documents/Publications/PesticidesPARC/AdvisoryPermanentNeoNicRule.pdf>.
- Buchmann R., S. L. Honey bee (Hymenoptera: Apidae) foraging responses to phenolic-rich nectars. *J. Kans. Entomol. Soc.* 66, 223–230 (1993).
- Buchmann, S. L. (1985). Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 517-525.
- Caloni, F., Cortinovis, C., Rivolta, M., & Davanzo, F. (2016). Suspected poisoning of domestic animals by pesticides. *Science of the total environment*, 539, 331-336.
- Cane, J. H., & Tepedino, V. J. (2001). Causes and extent of declines among native North American invertebrate pollinators: detection, evidence, and consequences. *Conservation Ecology*, 5(1).
- Cardinal, S., Buchmann, S.L. and Russell, A.L. (2018), The evolution of floral sonication, a pollen foraging behavior used by bees (Anthophila). *Evolution*, 72: 590-600. <https://doi.org/10.1111/evo.13446>
- Coleman, E. (1932). Pollination of *Diuris pedunculata* R. Br. *Victorian Nat.* 49:179-86
- Coleman, E. (1938). Further observation on the pseudocopulation of the male *Lissopimpla semipunctata* Kirby (Hymenoptera Parasitica) with Australian orchid *Cryptostylis leptochile* F.v.M. *Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A* 13:82-83
- Corcket, E., Liancourt, P., Callaway, R., & Michalet, R. (2003). The relative importance of competition for two dominant grass species as affected by environmental manipulations in the field. *Ecoscience*, 10(2), 186-194.
- Corlett, R. T., & Primack, R. B. (2011). *Tropical rain forests: an ecological and biogeographical comparison*. John Wiley & Sons.
- Cox, P. A. (1988). Hydrophilous pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 261-279.
- Crane, E. (1977) Dead bees under lime trees. *Bee World* 58 , 129–130

- Crepet, W. L., Nixon, K. C., Friis, E. M., & Freudenstein, J. V. (1992). Oldest fossil flowers of hamamelidaceous affinity, from the Late Cretaceous of New Jersey. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89(19), 8986-8989.
- Culley, T. M., Weller, S. G., & Sakai, A. K. (2002). The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 361-369.
- Daily, G. C., Matson, P. A., & Vitousek, P. M. (1997). Ecosystem services supplied by soil. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*, 113-132.
- Daněk, T., & Markoš, A. (2005). Život čmelákův. *Koláž o pobývání v různých světech*, 1.
- de la Fuente, M., Peñas, P. F., & Sols, A. (1986). Mechanism of mannose toxicity. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 140(1), 51-55.
- de Miranda, J. R., Cordoni, G., & Budge, G. (2010). The acute bee paralysis virus–Kashmir bee virus–Israeli acute paralysis virus complex. *Journal of invertebrate pathology*, 103, S30-S47.
- Del-Claro, K., Guillermo-Ferreira, R., Zardini, H., Almeida, E. M., & Torezan-Silingardi, H. M. (2013). Ants visiting the post-floral secretions of pericarpial nectaries in *Palicourea rigida* (Rubiaceae) provide protection against leaf herbivores but not against seed parasites. *Sociobiology*, 60(3), 217-221.
- Devy, M. S., & Davidar, P. (2003). Pollination systems of trees in Kakachi, a mid-elevation wet evergreen forest in Western Ghats, India. *American Journal of Botany*, 90(4), 650-657.
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *science*, 345(6195), 401-406.
- Dornhaus, A., & Chittka, L. (2001). Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50, 570-576.
- Dornhaus, A., Brockmann, A., & Chittka, L. (2003). Bumble bees alert to food with pheromone from tergal gland. *Journal of Comparative Physiology A*, 189(1), 47-51.
- Dowler, C., & Clarke, J. S. (2020, 08 07). Unearthed. Retrieved from Loophole keeps bee-killing pesticides in widespread use, two years after EU ban: <https://unearthed.greenpeace.org/2020/07/08/bees-neonicotinoids-bayer-syngenta-eu-ban-loophole/>

- Doyle, T., Hawkes, W. L., Massy, R., Powney, G. D., Menz, M. H., & Wotton, K. R. (2020). Pollination by hoverflies in the Anthropocene. *Proceedings of the Royal Society B*, 287(1927), 20200508.
- Eilers, E.J., Kremen, C., Greenleaf, S.S., Garber, A.K., Klein, A.M. (2011). Contribution of pollinator-mediated crops to nutrients in the human food supply. *Public Library of Science* 6 (6), e21363.
- Eraslan, G., Kanbur, M., & Silici, S. (2009). Effect of carbaryl on some biochemical changes in rats: The ameliorative effect of bee pollen. *Food and Chemical Toxicology*, 47(1), 86-91.
- Feltham, H., Park, K., & Goulson, D. (2014). Field realistic doses of pesticide imidacloprid reduce bumblebee pollen foraging efficiency. *Ecotoxicology*, 23, 317-323.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., ... & Snyder, P. K. (2005). Global consequences of land use. *science*, 309(5734), 570-574.
- Fossen, T. & Holmelid, B. & Øvstedal, D. (2018). Bumblebee death associated with *Tilia x europaea* L. *Biochemical Systematics and Ecology*. 82. 16-23. 10.1016/j.bse.2018.11.001.
- Freitas, A. V., & Oliveira, P. S. (1996). Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of animal Ecology*, 205-210.
- Geissler, G., & Steche, W. (1962). Signs of poisoning in honeybees and bumblebees caused by natural sources. *Zeitschrift fuer Bienenforschung*, 6, 77-92.
- Ghazoul, J. (2005). Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20 (7), 367–373.
- Gilbert, L. E. (1972). Pollen feeding and reproductive biology of Heliconius butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 69(6), 1403-1407.
- Gottsberger, G. (1974). The structure and function of the primitive angiosperm flower—a discussion. *Acta Botanica Neerlandica*, 23(4), 461-471.
- Goulson, D. (2010). *Bumblebees: their behaviour and ecology*. Oxford University Press, USA.
- Goulson, D. (2013). An overview of the environmental risks posed by neonicotinoid insecticides. *Journal of Applied Ecology*, 50(4), 977-987.
- Goulson, D., Lye, G. C., & Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annu. Rev. Entomol.*, 53, 191-208.

- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., & Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, *347*(6229), 1255-1257.
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., ... & de Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE* *12* (10): e0185809.
- Hallmann, C. A., Zeegers, T., van Klink, R., Vermeulen, R., van Wielink, P., Spijkers, H., ... & Jongejans, E. (2020). Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands. *Insect Conservation and Diversity*, *13*(2), 127-139.
- Hatfield, R. G., Strange, J. P., Koch, J. B., Jepsen, S., & Stapleton, I. (2021). Neonicotinoid pesticides cause mass fatalities of native bumble bees: a case study from Wilsonville, Oregon, United States. *Environmental Entomology*, *50*(5), 1095-1104.
- Heinrich, B. (1974). Thermoregulation in Endothermic Insects: Body temperature is closely attuned to activity and energy supplies. *Science*, *185*(4153), 747-756.
- Hernandez, J. L., Frankie, G. W., & Thorp, R. W. (2009). Ecology of urban bees: a review of current knowledge and directions for future study. *Cities and the Environment (CATE)*, *2*(1), 3.
- Hillier J, Coombes A. (2002). The Hillier manual of trees & shrubs. Newton Abbot, UK: David & Charles.
- Hines, H. M., & Hendrix, S. D. (2005). Bumble bee (Hymenoptera: Apidae) diversity and abundance in tallgrass prairie patches: effects of local and landscape floral resources. *Environmental Entomology*, *34*(6), 1477-1484.
- Hofbauer, J., & Pridal, A. (1997). Use of laboratory reared bumble bees for regeneration of genetic resources. New methods and knowledge used for the documentation and characterisation of genetic resources. In *Proc. Conf., Troubsko* (pp. 105-108).
- Hopwood, J., Code, A., Vaughan, M., Biddinger, D., Shepherd, M., Black, S. H., ... & Mazzacano, C. (2016). How neonicotinoids can kill bees. *The Xerces Society for Invertebrate Conservations*, 90126-3.
- Høye, T. T., Loboda, S., Koltz, A. M., Gillespie, M. A., Bowden, J. J., & Schmidt, N. M. (2021). Nonlinear trends in abundance and diversity and complex responses to climate change in Arctic arthropods. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2), e2002557117.

- Humphreys, J., Lan, R., & Tao, S. (2021). Development and recent progress on ammonia synthesis catalysts for Haber–Bosch process. *Advanced Energy and Sustainability Research*, 2(1), 2000043.
- Hunter, M. R., & Hunter, M. D. (2008). Designing for conservation of insects in the built environment. *Insect Conservation and diversity*, 1(4), 189-196.
- Chittka, L., Williams, N. M., Rasmussen, H., & Thomson, J. D. (1999). Navigation without vision: bumblebee orientation in complete darkness. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1414), 45-50.
- Illies I, Mühlen W. 2007 The foraging behaviour of honeybees and bumblebees on late blooming lime trees (*Tilia spec*) (Hymenoptera: Apidae). *Entomol. Gen.* 30, 155–165. (doi: 10.1127/entom.gen/30/ 2007/155)
- Illies I. 2005 Verhaltensbiologische Untersuchungen zur Trachtnutzung und zum Sammelverhalten von Bienen (Hymenoptera, Apoidea). PhD dissertation, Ruhr-University Bochum, Germany.
- Illies, I. (2016) Linden als Bienenweide. LWF Wissen 78 , 66–68
- Ingram, M., Nabhan, G., & Buchmann, S. L. (1996). Our forgotten pollinators: Protecting the birds and bees. *Global Pesticide Campaigner*, 6(4), 1-12.
- Jacquemart, A. L., Moquet, L., Ouvrard, P., Quetin-Leclercq, J., Hérent, M. F., & Quinet, M. (2018). *Tilia* trees: toxic or valuable resources for pollinators?. *Apidologie*, 49, 538-550.
- Janovský, Z. (2012). Vztahy rostlin a opylovačů na louce aneb nejen botanici určují rostliny. *Praha: Živa*, 210-212.
- Janzen, D. H., & Hallwachs, W. (2021). To us insectometers, it is clear that insect decline in our Costa Rican tropics is real, so let's be kind to the survivors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2), e2002546117.
- Johansen, C. A., & Mayer, D. F. (1990). *Pollinator protection: a bee & pesticide handbook*. Wicwas Press.
- Johnson O, More D. (2006). Collins tree guide. New York, NY: Harper Collins Publishers.
- Johnson, S. D., & Anderson, B. (2010). Coevolution between food-rewarding flowers and their pollinators. *Evolution: Education and Outreach*, 3(1), 32-39.

- Keeler, K. H. (1981). Function of *Mentzelia nuda* (Loasaceae) postfloral nectaries in seed defense. *American Journal of Botany*, 68(2), 295-299.
- Kevan, P. G., & Baker, H. G. (1983). Insects as flower visitors and pollinators. *Annual review of entomology*, 28(1), 407-453.
- Kevan, P. G., Chaloner, W. G., & Savile, D. (1975). Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology*, 18(2), 391-417.
- Kevan, P. O. (1973). Parasitoid wasps as flower visitors in the Canadian high arctic. *Anz. Schiidlingsk. Pflanz. Umweltschutz* 46:3-7
- Kluser, S., & Peduzzi, P. (2007). Global pollinator decline: a literature review. *Environment Alert Bulletin*, 8.
- Koch, H., & Stevenson, P. C. (2017). Do linden trees kill bees? Reviewing the causes of bee deaths on silver linden (*Tilia tomentosa*). *Biology letters*, 13(9), 20170484.
- Kosior, A., Celary, W., Olejniczak, P., Fijał, J., Król, W., Solarz, W., & Płonka, P. (2007). The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. *Oryx*, 41(1), 79-88.
- Krasenbrink A, Popp M, Denker B. 1994 Nektarzusammensetzung von *Tilia tomentosa* (Moench) und anderen Lindenarten/-hybriden. *Z. Ökol. Nat.schutz* 3, 237–242.
- Krieg, P., Hofbauer, J., & Komzakova, O. (2009). *Čmeláci: a jejich podpora v zemědělské krajině*. Výzkumný ústav včelařský.
- Kwadha, C. A., Ong'amo, G. O., Ndegwa, P. N., Raina, S. K., & Fombong, A. T. (2017). The biology and control of the greater wax moth, *Galleria mellonella*. *Insects*, 8(2), 61.
- Lande, C., Rao, S., Morre, J. T., Galindo, G., Kirby, J., Reardon, P. N., ... & Stevens, J. F. (2019). Linden (*Tilia cordata*) associated bumble bee mortality: Metabolomic analysis of nectar and bee muscle. *Plos one*, 14(7), e0218406.
- Laštůvka, Z. & Laštůvka, A. (2021). *Motýli (Lepidoptera) Jihomoravského kraje: komentovaný přehled druhů*. Mendelova univerzita Brno: Vydavatelství Mendelovy univerzity v Brně, 2021. ISBN 978-80-7509-862-7.
- Lawrence, J. F., Ślipiski, A., Seago, A. E., Thayer, M. K., Newton, A. F., & Marvaldi, A. E. (2011, March). Phylogeny of the Coleoptera based on morphological characters of adults and

larvae. In *Annales zoologici* (Vol. 61, No. 1, pp. 1-217). Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences.

Losey, J. E., & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56(4), 311-323.

Madel, G. (1977). Vergiftungen von hummeln durch den nektar der silberlinde *tilia tomentosa moench*.

Manson, J. S., Otterstatter, M. C. & Thomson, J. D. Consumption of a nectar alkaloid reduces pathogen load in bumble bees. *Oecologia* 162, 81–89 (2010)

Martinson VG, Magoc T, Koch H, Salzberg SL, Moran NA. (2014). Genomic features of a bumble bee symbiont reflect its host environment. *Appl. Environ. Microbiol.*

Mathon C, Edder P, Christen P, Bieri S. 2014 Unexpected occurrence of caffeine in sleep-inducing herbal teas. *Chimia* 68, 705–709. (doi:10.2533/ chimia.2014.705).

May, J. Čmeláci v CSR: jejich bionomie, chov a hospodářský význam. 1. vyd. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. 170 s.

McGregor, S. E. (1976). *Insect pollination of cultivated crop plants* (No. 496). Agricultural Research Service, US Department of Agriculture.

McKinney, M. L. (2008). Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. *Urban ecosystems*, 11, 161-176.

Menzel, R. (1974). Spectral sensitivity of monopolar cells in the bee lamina. *Journal of comparative physiology*, 93, 337-346.

Meyer-Rochow, V. B. (1981). Electrophysiology and histology of the eye of the bumblebee *Bombus hortorum* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 11(2), 123-153.

Minachilis, K., Kantsa, A., Devalez, J., Trigas, P., Tscheulin, T., & Petanidou, T. (2020). Bumblebee diversity and pollination networks along the elevation gradient of Mount Olympus, Greece. *Diversity and Distributions*, 26(11), 1566-1581.

Morse, R. A., & Calderone, N. W. (2000). The value of honey bees as pollinators of US crops in 2000. *Bee culture*, 128(3), 1-15.

Mühlen, W., Riedel, V., Baal, T., & Surholt, B. (1994). Insektensterben unter blühenden Linden. *Natur und Landschaft*, 69(3), 95-100.

Naef R, Jaquier A, Velluz A, Bachofen B. From the linden flower to linden honey—volatile constituents of linden nectar, the extract of bee-stomach and ripe honey. *Chem Biodivers*. 2004; 1: 1870–1879. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200490143> PMID: 17191825

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals?. *Oikos*, 120(3), 321-326

Paulus, H. F. (2019). Speciation, pattern recognition and the maximization of pollination: general questions and answers given by the reproductive biology of the orchid genus *Ophrys*. *Journal of Comparative Physiology A*, 205(3), 285-300.

Pavelka, M. a Smetana V. (2003). Čmeláci. Vyd. 2. Valašské Meziříčí: ZO ČSOP. Metodika Českého svazu ochránců přírody. ISBN 80-239-1023-X.

Pawlikowski T. (2010). Pollination activity of bees (Apoidea: Apiformes) visiting the flowers of *Tilia cordata* Mill. and *Tilia tomentosa* Moench in an urban environment. *J. Apic. Sci.* 54, 73 – 79.

Pigott, D. (2012). *Lime-trees and basswoods: a biological monograph of the genus Tilia*. Cambridge University Press.

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in ecology & evolution*, 25(6), 345-353.

Proctor, M., Yeo, P. (1973). *The Pollination of Flower*. London: Collins. 418 pp

Ptáček, V. (2008). *Chov čmeláků v laboratoři*. TRIBUN EU.

Rader, R., Cunningham, S. A., Howlett, B. G., & Inouye, D. W. (2020). Non-bee insects as visitors and pollinators of crops: Biology, ecology, and management. *Annual review of entomology*, 65, 391-407.

Ricketts, T. H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., Bogdanski, A., ... & Viana, B. F. (2008). Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns?. *Ecology letters*, 11(5), 499-515.

- Roloff, A., Korn, S., & Gillner, S. (2009). The Climate-Species-Matrix to select tree species for urban habitats considering climate change. *Urban Forestry & Urban Greening*, 8(4), 295-308.
- Rosenkranz, P., Aumeier, P., & Ziegelmann, B. (2010). Biology and control of Varroa destructor. *Journal of invertebrate pathology*, 103, S96-S119.
- Rosenkranz, P., Aumeier, P., & Ziegelmann, B. (2010). Biology and control of Varroa destructor. *Journal of invertebrate pathology*, 103, S96-S119.
- Roubik, D. W. (Ed.). (1995). *Pollination of cultivated plants in the tropics* (Vol. 118). Food & Agriculture Org.
- Sanchez-Bayo, F., & Goka, K. (2014). Pesticide residues and bees—a risk assessment. *PLoS one*, 9(4), e94482.
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological conservation*, 232, 8-27.
- Saunders, S.A., Gracy, R.W., Schnackerz, K.D., and Noltmann, E.A. 1969. Are honeybees deficient in phosphomannose isomerase? *Science* 164:858-859
- Sharma, D. K., & Ansari, B. A. (2013). Effects of Deltamethrin on CAT, LPO and GSH in Tissues of. *Research Journal of Environmental Toxicology*, 7(1), 38-46.
- Schievano, E., Stocchero, M., Morelato, E., Facchin, C., Mammi, S., 2012. An NMR-based metabolomics approach to identify the botanical origin of honey. *Metabolomics* 8, 679–690.
- Schowalter, T. D., Pandey, M., Presley, S. J., Willig, M. R., & Zimmerman, J. K. (2021). Arthropods are not declining but are responsive to disturbance in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2), e2002556117.
- Schuch, S., Wesche, K., & Schaefer, M. (2012). Long-term decline in the abundance of leafhoppers and planthoppers (Auchenorrhyncha) in Central European protected dry grasslands. *Biological Conservation*, 149(1), 75-83.
- Singaravelan, N., Inbar, M., Ne'eman, G., Distl, M., Wink, M., & Izhaki, I. (2006). The effects of nectar–nicotine on colony fitness of caged honeybees. *Journal of Chemical Ecology*, 32, 49-59.

- Singaravelan, N., Nee'man, G., Inbar, M., & Izhaki, I. (2005). Feeding responses of free-flying honeybees to secondary compounds mimicking floral nectars. *Journal of Chemical Ecology*, *31*, 2791-2804.
- Sols A, Cadenas E, Alvarado F. 1960 Enzymatic basis of mannose toxicity in honey bees. *Science* *131*, 297 – 298. (doi:10.1126/science.131.3396.297)
- Somme, L., Moquet, L., Quinet, M., Vanderplanck, M., Michez, D., Lognay, G., & Jacquemart, A. L. (2016). Food in a row: urban trees offer valuable floral resources to pollinating insects. *Urban Ecosystems*, *19*, 1149-1161.
- Spradbury, J. P. (1973). *Wasps An Account of the Biology and Natural History of Social and Solitary Wasps*. Seattle: Univ. Wash. Press. 408 pp
- Staudenmayer, T. (1939). Die Giftigkeit der Mannose für Bienen und andere Insekten. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, *26*, 644-668.
- Stout, J. C., & Morales, C. L. (2009). Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie*, *40*(3), 388-409.
- Sukumaran, A., Khanduri, V. P., & Sharma, C. M. (2020). Pollinator-mediated self-pollination and reproductive assurance in an isolated tree of *Magnolia grandiflora* L. *Ecological Processes*, *9*, 1-9.
- Surholt, B, Denker, B., Baal, T., Mühlen, W. (1992) Is the nectar of silver lime trees toxic to bumblebees? Videorecorded outdoor experiments. *Apidologie* *23* , 335–337
- Šálek, M., Kalinová, K., Daňková, R., Grill, S., & Žmihorski, M. (2021). Reduced diversity of farmland birds in homogenized agricultural landscape: a cross-border comparison over the former Iron Curtain. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *321*, 107628.
- Šimek, M. (2003). *Základy nauky o půdě: Biologické procesy a cykly prvků*. Jihočeská univerzita, Biologická fakulta.
- Thien, L. B. (1969). Mosquitoes and *Habenaria obtusata* (Orchidaceae). *Mosquito News*, *29*(2), 252.
- Thien, L. B. (1980). Patterns of Pollination in the Primitive Angiosperms. *Biotropica*, *12*(1), 1–13. <https://doi.org/10.2307/2387768>

- Thomas, J. A., Telfer, M. G., Roy, D. B., Preston, C. D., Greenwood, J. J. D., Asher, J., ... & Lawton, J. H. (2004). Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, *303*(5665), 1879-1881.
- Tiedeken, E. J., Stout, J. C., Stevenson, P. C., & Wright, G. A. (2014). Bumblebees are not deterred by ecologically relevant concentrations of nectar toxins. *Journal of Experimental Biology*, *217*(9), 1620-1625.
- van der Sluijs, J. P. (2020). Insect decline, an emerging global environmental risk. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, *46*, 39-42.
- Van der Sluijs, J. P., Simon-Delso, N., Goulson, D., Maxim, L., Bonmatin, J. M., & Belzunces, L. P. (2013). Neonicotinoids, bee disorders and the sustainability of pollinator services. *Current opinion in environmental sustainability*, *5*(3-4), 293-305.
- Van Handel, E. (1971). Mannose metabolism: a comparison between the honeybee and the mosquito. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, *38*(1), 141-145.
- Vasiliev, D., & Greenwood, S. (2021). The role of climate change in pollinator decline across the Northern Hemisphere is underestimated. *Science of the Total Environment*, *775*, 145788.
- Vinnes, M. K., Haugen, I. M. A., Diserud, O. H., Ødegaard, F., & Gjershaug, J. O. (2022). Why do we find dead bumblebees under linden trees?.
- Vishnevskaya, T. M., & Mazokhin-Porshnyakov, G. A. (1969). Electrical and spectral properties of the optic cells of the grasshopper (*Tettigonia*) and the cricket (*Gryllus*). *Biofizika*.
- von Frisch K. 1928 Versuche über den Geschmackssinn der Bienen. *Naturwissenschaften* *16*, 307– 315. (doi:10.1007/BF01501569)
- Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., & Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2), e2023989118.
- Wardhaugh, C. W. (2015). How many species of arthropods visit flowers?. *Arthropod-Plant Interactions*, *9*(6), 547-565.

- Warren, M. S., Maes, D., van Swaay, C. A., Goffart, P., Van Dyck, H., Bourn, N. A., ... & Ellis, S. (2021). The decline of butterflies in Europe: Problems, significance, and possible solutions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *118*(2), e2002551117.
- Whitehorn, P. R., O'connor, S., Wackers, F. L., & Goulson, D. (2012). Neonicotinoid pesticide reduces bumble bee colony growth and queen production. *Science*, *336*(6079), 351-352.
- Willis, K., & McElwain, J. (2014). *The evolution of plants*. Oxford University Press.
- Wright, G.A., Baker, D., Palmer, M.J., Stabler, D., Mustard, J.D., Power, E. et al. (2013) Caffeine in floral nectar enhances a pollinator's memory of reward. *Science*, *339*, 1202–1204.
- Yang, C., & Guo, Y. (2005). Floral evolution: beyond traditional viewpoint of pollinator mediated floral design. *Chinese Science Bulletin*, *50*, 2413-2417.
- Zattara, E. E., & Aizen, M. A. (2021). Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth*, *4*(1), 114-123.