

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



Proč mizí z krajiny čmeláci? Hlavní příčiny a důsledky
celosvětové krize opylovačů.

Simona Otypková

Bakalářská práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí

Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků

na získání titulu Bc. v oboru

Ekologie a ochrana životního prostředí

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

Olomouc 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením
Mgr. Moniky Mazalové, Ph.D., s použitím citované literatury.

V Olomouci 11. 5. 2021

.....

Podpis

Otypková S. 2021. Proč mizí z krajiny čmeláci? Hlavní příčiny a důsledky celosvětové krize opylovačů. [bakalářská práce]. Olomouc: Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci. 62 s. Česky.

Abstrakt

Opylování patří mezi jednu z nejvýznamnějších ekosystémových služeb, a to jak z hlediska zajištění produkce zemědělských plodin, tak i vzhledem k vysokému podílu planě rostoucích rostlin závislých na zoogamii. Mezi opylovače se řadí nespočet různých taxonů živočichů, přesto je však nejvýznamnější skupinou opylovačů hmyz, mezi ním pak především včelovití blanokřídlí. Čmeláci (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* spp.) představují jednu z nedůležitějších skupin opylovačů temperátní zóny, v posledních sto letech se však i tato všeobecně oblíbená skupina hmyzu vytrácí z krajiny. Pozorujeme nejen vymírání vzácnějších druhů na lokální až regionální škále, ale také všeobecný pokles početnosti druhů, donedávna považovaných za běžné. Existuje bezpočet publikací, pokoušejících se vysvětlit příčiny pozorovaného ústupu čmeláků (stejně jako dalších skupin opylovačů), přičemž se zjevně jedná o důsledek synergie více působících faktorů. Tato přehledová studie shrnuje základní poznatky z dostupné literatury, pojednávající o nejrůznějších faktorech, jež zapříčiňují celosvětový úbytek opylovačů. Mezi významné příčiny ústupu opylovačů i ostatního hmyzu z krajiny patří bezesporu ztráta přirozených habitatů a chemizace, vedoucí k monotónnosti potravních zdrojů. K nim však přispívá také vliv klimatické změny či mezidruhovému kompetice (často s nepůvodními druhy), nebo šíření parazitů. Závěrem práce shrnuje základní opatření na podporu opylovačů.

Klíčová slova: blanokřídlí, biodiverzita, opylování, ztráta stanovišť, zemědělství

Otypková S. 2021. Why do bumblebees disappear? Main causes and consequences of worldwide pollinators' decline. [bachelor thesis]. Olomouc: Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc. 62 pp. Czech.

Abstract

One of the most important ecosystem services is provided by pollinators. They ensure the production of crops as well as the reproduction of wild flowers relying on zoogamy. Even though there are many animal taxa among the pollinators, insect belongs to the major groups with the most important pollinators within the bees (Hymenoptera: Apoidea). Bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* spp.) represent one of the key pollinators of temperate zone, however during the last couple of decades they have significantly decreased in their abundances. Not only extinctions of the rare species on local and regional scale, but also a population decline of common species have been observed in general. So far, many publications attempted to describe the causes of decline of bumblebee species (including the other groups of pollinators), mostly suggesting a synergistic effect of many factors. This bachelor thesis summarizes basic knowledge of the factors causing the global crisis of pollinators from the relevant scientific literature. I identify the main factors, i.e. the loss of natural habitats and excessive use of chemicals, both resulting in depleted and monotonous food sources, as well as other synergistic factors (e.g. climate change, interspecies competition, or parasitism). Moreover, I summarize basic management measures and supportive strategies for bumblebee's conservation in the last part of the thesis.

Keywords: Hymenoptera, biodiversity, pollination, habitat loss, agriculture

Obsah

Seznam tabulek.....	vi
Seznam obrázků	vii
1. Úvod.....	1
2. Cíle práce.....	4
3. Opylování	5
3.1. Zoogamie a taxonomická různorodost opylovačů v tropech.....	5
3.2. Entomogamie v temperátních oblastech.....	7
4. Příčiny ohrožení čmeláků a dalších opylovačů.....	13
4.1. Degradace přirozených stanovišť	13
4.2. Změna klimatu	18
4.3. Parazité, nemoci a mezidruhová kompetice.....	24
4.4. Kombinace stresorů	27
4.5. Návrh opatření pro podporu opylovačů	29
5. Závěr.....	36
6. Seznam použité literatury	37

Seznam tabulek

Tabulka 1: Celosvětový podíl zástupců opylovačů.	7
--	---

Seznam obrázků

Obrázek 1: Proporciální zastoupení druhů uvedených taxonů v konkrétních kategoriích ohroženosti dle IUCN. Převzato: Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019.	12
Obrázek 2: Hlavní faktory zapříčínující úbytek hmyzu. Převzato: Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019.....	12

Poděkování:

Ze srdce bych chtěla poděkovat za všechno věnovaný čas, odborné rady, cenné informace a přátelský přístup vedoucí mé bakalářské práce Mgr. Monice Mazalové, Ph.D. Děkuji také mému příteli a rodině za neutuchající podporu po dobu celého studia.

1. Úvod

První fosilní nálezy krytosemenných rostlin (Angiospermae) jsou datovány již z rané křídy, tj. z období přibližně před 140 miliony let (Willis a McElwain, 2002). Opylování, tedy mutualistický vztah mezi opylovačem a rostlinou, však podle fosilního záznamu existuje ještě mnohem déle. Ačkoliv nahosemenné rostliny (Gymnospermae) před 300 miliony let využívaly k reprodukci především anemogamii (Willis a McElwain, 2002), z fosilních nálezů víme, že některá jejich pylová zrna byla příliš těžká, a tak nebylo možné je za pomoci větru účinně přenést. Zároveň se v pryskyřici zachovaly výkaly či těla brouků a jiného hmyzu, které tato pylová zrna obsahovaly (Jersáková a Tropek, 2018). Z výše uvedených poznatků vyplývá, že vztah opylovač – rostlina se začal vyvíjet velmi brzy, konkrétně již v pozdním období prvohor.

Koevoluce, reciproční změna mezi interagujícími organismy, je zásadní proces formující biodiverzitu. Organismy tedy reagují nejen na změny okolního (abiotického) prostředí, ale také na sebe navzájem (*sensu* Darwin, 1861; Ehrlich a Raven, 1964). Díky koevoluci vzniklo a stále vzniká mnoho vzorců fenotypového vývoje a probíhá diverzifikace jednotlivých organismů. Koevoluce se uplatňuje při četných mezidruhových interakcích, jako např. predátor – kořist, hostitel – parazit, dva kompetující druhy a v neposlední řadě právě i ve vztahu opylovače a rostliny (Langerhans, 2008). Posledně jmenovaný vztah opylovače a rostliny je zároveň ukázkou mutualismu neboli vzájemně prospěšné či dokonce nutné interakce zúčastněných organismů. Opylovač, živící se nektarem a pylem, přelétává mezi jednotlivými rostlinami daného druhu a tím zajišťuje jeho úspěšnou reprodukci (Kiester et al., 1984). Mutualistické vztahy lze členit na fakultativní a obligátní. Z fakultativního mutualismu, častěji označovaného jako protokooperace (Boucher et al., 1982), vyplývají výhody pro všechny mutualisty, tento vztah však není podmínkou k přežití interagujících organismů. Je známo několik případů obligátního mutualismu, tedy nutného soužití dvou druhů dané jejich vysokou specializací. Typickým příkladem je endemická madagaskarská orchidej *Angraecum sesquipedale* (Thouars, 1822), která je opylována pouze lišajem *Xanthopan morgani praedicta* (Walker, 1856) se sosákem dlouhým přes 30 cm (Nilsson, 1998).

Navzdory úzké vzájemné specializaci některých opylovačů a jimi opylovaných rostlin platí, že v nejjobecnější rovině je tato ekosystémová služba zajišťována širokou škálou živočichů různých taxonů. Mezi opylovače patří někteří ptáci a savci, dokonce i plazi či měkkýši, ovšem nejvíce zastoupenou skupinou je hmyz (Jersáková a Tropek, 2018). Hlavními hmyzími opylovači temperátních oblastí jsou dvoukřídlí (Diptera) v čele s pestřenkovitými (Syrphidae), motýli (Lepidoptera) a brouky (Coleoptera), ale prim hrají blanokřídlí (Hymenoptera) (Kevan a Baker, 1983), mezi nimi pak především včely. Včelovití blanokřídlí (Apoidea) se živí pylem a nektarem ve všech fázích svého života, proto jsou tomuto způsobu obživy nejlépe přizpůsobeni (Gillott, 2005). To z nich činí stěžejní opylovače planě rostoucích rostlin, ale i řady zemědělských plodin (Veselý et al., 1985). V temperátu hrají důležitou roli čmeláci (*Bombus*), a to především díky jejich termoregulaci, která jim, na rozdíl od většiny ostatních blanokřídlých, umožňuje létat i za nepříznivého počasí. A přestože jsou samotné včely považovány za klíčové druhy zajišťující opylení, jsou to právě určité druhy čmeláků s dlouhým sosákem (útvár vzniklý z jazýčku a spodního pysku, zejména z jeho spodní prodloužené části) navštěvující trubkovité květy rostlin (např. Fabaceae), které jsou pro ostatní opylovače nevyhovující (Goulson, 2010).

Opylovači nesporně patří mezi klíčové gildy organismů poskytujících ekosystémové služby (Palma et al., 2015). Ekosystémové služby jsou chápány jako užitek, který přináší ekosystémy lidem. Řadí se zde například samočisticí schopnost vody, dekompozice, úrodnost půdy nebo koloběh živin (Daily, 1997). Dle FAO je 71 z více než 100 rostlinných druhů, které pokrývají 90 % potřebné produkce potravin ve 146 zemích světa, opylováno především včelami. Podíl je však nutno přiznat také motýlům (Lepidoptera), vosám (Hymenoptera), broukům (Coleoptera), třásněnkám (Thysanoptera) a dalšímu hmyzu (Kluser a Peduzzi, 2007).

V roce 2011 byla zveřejněna studie, která se zabývala obsahem mikronutrientů a lipidů potřebných pro lidské zdraví ve více než 150 zemědělských plodinách z celého světa. Například přes 70 % dostupného vitamínu A, 98 % vitamínu C a valná většina lipidů pochází pouze z rostlin, které opylují zvířata (Eilers et al., 2011). Určitý podíl plodin není přímo závislých na službách opylovačů, ale jestliže jsou opyleny, zvýší se jak kvantita, tak i kvalita úrody, např. brukev řepka (*Brassica napus* Linnaeus, 1753), slunečnice (*Helianthus*), bavlník (*Gossypium*), pepřovník (*Piper*) aj. (Ghazoul, 2005). V temperátní zóně najdeme více než 78 % rostlin, které využívají výhod interakce opylovač – rostlina a v tropických oblastech je tento vztah zastoupen až z 94 % díky

vyšší specializaci rostlin na jednoho opylovače. Celkový počet krytosemenných rostlin benefitujících z opylovačů se odhaduje na 87,5 % (Ollerton et al., 2011).

Zatímco někteří autoři diskutují, zda je opylení jako takové opravdu ohroženo (Ghazoul, 2005), podle většiny vlivných prací se opylovači, a především včely, řadí mezi stále více zranitelné druhy živočichů (Ghazoul, 2005; Fitzpatrick et al., 2007; Kluser a Peduzzi, 2007; Goulson et al., 2015). Řada iniciativ se snaží poukázat na problém, se kterým se nyní opylovači potýkají (IPI – International pollinator initiative) a snaží se jim podat pomocnou ruku (Williams, 2003). Porovnávání rozsahu úbytku hmyzu není vždy snadné, především z důvodu nedostačujících dat o počtu hmyzu z minulosti (Čížek et al., 2019), přesto v Německu zaznamenali 76% pokles biomasy létajícího hmyzu, vzorkovaného po dobu 27 let (1989–2016) celkem v 63 různých způsobem chráněných oblastech (Hallmann et al., 2017). Regionální 25% poklesy registrovaných včelstev včely medonosné (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) mezi lety 1985 a 2005 zaznamenala práce shrnující data ze 14 zemí Evropy (Potts, 2010). Andrzej Kosior (2007) v rámci studie 60 evropských druhů a poddruhů čmeláků zjistil, že 80 % druhů je ohroženo minimálně v jedné z 11 studovaných zemí a čtyři druhy vymřely během let 1951–2000. Od 60. let kvůli intenzifikaci zemědělství klesla ve Švédsku početnost i druhová bohatost čmeláků, kteří jsou hlavními opylovači jetele lučního (*Trifolium pratense* Linnaeus, 1753). Na studovaných polích s jetelem tak během padesáti let výnos znatelně poklesl (Bommarco, 2011). Kritický pohled je však na místě a u řady případů není možné s jistotou říct, zda úbytek rostlin předchází ztrátě přidružených opylovačů, či klesající množství opylovačů vede k poklesu rozmnožování rostlin a následně k jejich absenci, nebo zdali rostliny a jejich opylovači reagují na jiný, vnější faktor (Sluijs, 2020).

Na základě těchto a dalších podobných výzkumů (viz Moquet et al., 2018; Rada et al., 2019; Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019) není pochyb o tom, že během několika dekád množství hmyzu rapidně pokleslo a jeho biodiverzita je celosvětově ohrožena. Očekává se, že tato skutečnost vyvolá kaskádovité narušení potravních řetězců, stejně jako schopnosti zajišťovat ekosystémové služby (Hallmann, 2017).

2. Cíle práce

Cílem předkládané bakalářské práce je (i) zpracovat přehledovou studii, shrnující rozsah a objasňující příčiny mizení opylovačů (s důrazem na čmeláky *sensu lato*, tj. *Bombus* spp.), a to jak v globálním měřítku, tak v podmínkách České republiky a (ii) navrhnout případný soubor racionálních (tj. technicky i ekonomicky proveditelných) opatření k podpoře biologické rozmanitosti nejdůležitějších skupin opylovačů, tj. zejména samotářských i sociálních druhů blanokřídlého hmyzu.

3. Opylování

Na Zemi bylo dosud popsáno zhruba 300 000 vyšších rostlin (Embryophyta), přičemž majoritní část tvoří krytosemenné rostliny (Magnoliophyta) v přibližném počtu 285 000 druhů (Magallón a Hilu, 2009). Větrosprašnost (dále anemogamie) a opylení živočichy (dále zoogamie) představují nejčastější způsoby přenosu pylu z prašníku na bliznu, které krytosemenné rostliny využívají ke své reprodukci. Zbývající podíl je připisován samosprašnosti (autogamie), popřípadě opylování vodou (hydrogamie), kterého využívají zpravidla pouze některé hydrofyty (Faegri a Van der Pijl, 2013).

U nahosemenných rostlin je anemogamie původním rysem, kdežto krytosemenné rostliny se musely tomuto mechanismu druhotně přizpůsobit. Větrosprašnost je častější zejména v mírném pásmu, kdy její důležitost roste spolu s nadmořskou výškou a s rostoucí vzdáleností od rovníku, naproti tomu ve vlhkých tropických oblastech je známá spíše sporadicky (Culley et al., 2002). Rostliny, spoléhající se na transport pylu pomocí větru, mají často nenápadné květy, nektaria redukovaná či úplně chybějící a v našich zeměpisných šířkách kvetou obvykle jako první. Opylování větrem jsou nejlépe přizpůsobeny jehličnany (Pinopsida), čeled' lipnicovitých (Poaceae) či šáchorovitých (Cyperaceae) rostlin a další (Slavíková, 2002). Některé z anemogamních rostlin zároveň navštěvuje i hmyz. Jedná se například o kukuřici setou (*Zea mays* Linnaeus, 1753), vrby (*Salix* spp.), lípy (*Tilia* spp.) (Faegri a Van der Pijl, 2013) a mimo jiné celou řadu druhů z čeledi lipnicovitých (Poaceae). Nejen, že dochází k disperzi pylu, ale mnozí opylovači tak získávají cenný zdroj živin v období, kdy je ho nedostatek (např. brzy na jaře) (Saunders, 2018).

3.1. Zoogamie a taxonomická různorodost opylovačů v tropech

Zatímco pyl má dlouhou evoluční historii, nektar jako takový je patrně „novinkou“ a je v zásadě omezen na krytosemenné rostliny. Především díky atraktivitě nektaru jsou rostliny hojně navštěvovány širokou škálou živočišných taxonů a zoogamie je bezpochyby nejzastoupenějším mechanismem opylení (Ollerton et al., 2011; Faegri a Van der Pijl, 2013). Vyjma zoogamie se na určitých stanovištích tropických oblastí uplatňuje i anemogamie. V centru vlhkých tropických lesů se sice větrosprašnost na opylení podílí přibližně pouze z 1–2 % (Bawa, 1990), tato proporce se nicméně zvyšuje na okrajích lesní vegetace, ve světlinách či v sušších tropických lesích. Tropy jsou na

biodiverzitu nesmírně bohaté, konkurence je vysoká a rostliny téhož druhu se často nacházejí daleko od sebe, což je pravděpodobně hlavní důvod vzácného zastoupení anemogamie a naopak dominance zoogamie (Saunders, 2018).

Ve všech podnebných pásmech je hlavním přenašečem pylu hmyz a v tropech tomu není jinak. Největší abundanci a frekvenci návštěv rostlin vykazují blanokřídlí (Nayak a Davidar, 2010). Kupříkladu na Kostarice bylo pozorováno více než 70 druhů včelovitých na jednom stromě rodu *Andira* spp. (Bawa, 1990). Mezi opylovače se řadí dále motýli (Lepidoptera), neméně důležitými články jsou zástupci dvoukřídlých (Diptera) a nelze opomenout brouky (Coleoptera) (Finkeldey a Hattemer, 2007). Dva posledně jmenované taxony opylují například raflézie (*Rafflesia* spp.), parazitické rostliny tropického deštného lesa jihovýchodní Asie s vůbec největšími květy z rostlinné říše. Své opylovače lákají na falešný pach hniječím masa, ve kterém se běžně vyvíjejí larvy uvedených taxonů, a kam proto hmyz klade svá vajíčka. Jakmile samičky bzučivek a jiných druhů much či brouků zjistí, že se nenachází v mršině, využijí alespoň dostupnost energie v podobě nektaru a rostlinu opustí. Po opakování stejného „omylu“ již dochází k přenosu pylu na bliznu (Beaman et al., 1988).

Přestože je hmyz považován za nejdůležitějšího opylovače vůbec, v tropických oblastech bylo zapotřebí vyvinout i jiné mechanismy doplňující práci hmyzu. Tuto roli zastupují ptáci (ornitogamie), netopýři (chiropterogamie) či ostatní „nelétající“ savci, a to především vačnatci, primáti nebo hlodavci; vzácněji pak plazi a měkkýši (Slavíková, 2002). Stejně jako jinde na Zemi, i v tropech docházelo ke specializacím a vzájemné koevoluci rostliny a k ní přidruženého opylovače. Rostliny přizpůsobené opylování drobnými savci mají zpravidla květy ve tvaru mísy blízko úrovně země, tuhé tyčinky s velkým množstvím pylu, snadno přístupný nektar a charakteristickou vůni (Wilson, 1988; Gómez, 2016). Zmíněné rysy nese například protea (*Protea acaulos* (Linnaeus) Reichard), kterou kvůli nektaru navštěvuje bodlinatka (*Acomys subspinosus* Waterhouse, 1838), ale i jiné druhy hlodavců a ptáků (Jersáková a Tropek, 2018). Prvenství co do velikosti opylovače patří madagaskarskému lemuru vari (*Varecia variegata* Kerr, 1792), který jako jediný dokáže proniknout do květů vzhledově unikátní palmy *Ravenala madagascariensis* (Sonn), aniž by je poškodil (Kress et al., 1994).

Nelze opomenout letouny (Chiroptera), a to především kaloně (Megachiroptera) ve „Starém světě“ a listonosy (Phyllostomidae) v případě neotropické oblasti. I při chiropterogamii pozorujeme nápadně velké květy bez výrazných barev. Opylování probíhá zpravidla v noci a po otevření květu letouny vábí pach, který mnozí přirovnávají

k česneku, moči nebo k exkrementům (Faegri a Van der Pijl, 1960; Kunz, 1982). Letouni nejsou jedinými létajícími obratlovci, kteří napomáhají šíření pylu. Několik čeledí ptáků (Aves) vyhledává rostliny buďto kvůli nektaru, nebo v květech nalézají hmyz, avšak efekt služby je podobný (Proctor et al., 2006). Například v Jižní Americe na opylení ptáci participují významným způsobem (viz Tab. 1). Nejznámějšími příklady jsou kolibříci (Trochilidae), následovaní strdimily (Nectariniidae) nebo kystráčky (Meliphagidae). Vzhledem k jejich mobilitě a aktivitě i za nepříznivého počasí jsou ptáci v tropech užitečnou skupinou opylovačů (Faegri a Van der Pijl, 1960).

	Entomogamie	Ornithogamie	Chiropterogamie	Jinými savci
Evropa	100%	-	-	-
Asie	80%	19,4%	0,6%	-
Afrika	76%	23,5%	0,5%	-
Austrálie	71%	28,2%	0,4%	0,4%
Severní Amerika	99,5%	0,5%	-	-
Střední Amerika	73,5%	26,5%	0,5%	-
Jižní Amerika	58%	41,5%	0,5%	-

Tabulka 1: Celosvětový podíl zástupců opylovačů. Převzato: Slavíková, (2002).

3.2. Entomogamie v temperátních oblastech

Zatímco se v tropických oblastech uplatňuje pestrá škála opylovačů různých taxonů, v temperátní zóně se jedná zejména o hmyz (Tab. 1). Ve srovnání s jinými mechanismy opylení s sebou entomogamie nese určité výhody. Není zapotřebí produkovat nadměrné množství pylu, jako je tomu u větrosprašných rostlin. Okřídlení umožňuje hmyzu frekventované návštěvy květů stejného druhu i na větší vzdálenosti a tím je efektivita přenosu značně vysoká. Zároveň druhy, které se živí nektarem, pylem nebo obojím, přislíbují „věrnost“ a stálost tomuto způsobu rostlinné reprodukce. Eusociální druhy včel a čmeláků, kteří krmí i své potomstvo pylem a nektarem, žijí v hnízdech čítajících stovky až tisíce jedinců. Z toho plyne vysoká frekvence letů za potravou a současně velká

pravděpodobnost opylení (Faegri a Van der Pijl, 2013). Přestože vůbec prvními opylovači byli pravděpodobně brouci, v současnosti v našich zeměpisných šířkách nenalezneme rostlinu, která by byla odkázána pouze na opylení brouky (Willis a McElwain, 2002). Zásadní roli coby opylovači v mírném pásmu sehrávají především blanokřídlí, dvoukřídlí a motýli.

Temperátní oblast je typická denním i sezónním kolísáním teplot, čímž mohou být zvýhodněny konkrétní taxony. S prvními květy na jaře se probouzí první opylovači schopni zahřát své tělo na vyšší teplotu, než má okolní abiotické prostředí. Včela medonosná (*Apis mellifera*), čmeláci (*Bombus* spp.) nebo zástupci lišajovitých (Sphingidae) potřebují k letu teplotu těla přesahující 30 °C (Heinrich, 1971; Goulson, 2003). Tyto druhy disponují částečnou endotermií, tedy aktivním zvyšováním teploty těla nebo jeho části za pomoci stahování svalů thoraxu (Heinrich a Esch, 1994). Kromě čmeláků patří k brzkým a důležitým jarním opylovačům také dlouhososky (*Bombylius*) (Javorek, 1967). Teplota je zásadním faktorem i na horách. Je známo, že se zvyšující se nadmořskou výškou se obměňuje spektrum opylovačů, a to zejména kvůli klesající průměrné teplotě a obecně méně příznivým podmínkám. V horských oblastech pak navštěvují květy především čmeláci, popřípadě mouchy (Muscidae) a pestřenky (Wagner et al., 2016). Čmeláci jsou navíc zvýhodněni větší velikostí těla a bohatým ochlupením, což zabraňuje nežádoucím ztrátám vytvořeného tepla, a tudíž nejsou tolik omezeni nadmořskou výškou (Franzén a Öckinger, 2012). Z jejich velikosti těla profitují i rostliny, kterým čmeláci mohou přenést proporcionalně více pylu (Benachour, 2017), než subtilnější druhy opylovačů.

Navzdory výše uvedeným společným vlastnostem opylovačů jsou jednotlivé taxony navzájem mnohdy odlišné. Výběr stanovišť pro vývoj potomstva je velmi pestrý nejen mezi různými řády, ale i v rámci skupiny včelovitých blanokřídlých. Většina ploskoček (*Halictus* spp.) využívá podzemních prostorů, podobně je tomu u mnohých čmeláků (např. *B. terrestris* Linneaus, 1758; či *B. lapidarius* Linneaus, 1758), kteří často vyhledávají opuštěné nory hlodavců. Naopak *B. pascuorum* (Scopoli, 1763) hnízdí v husté vegetaci na povrchu země, popřípadě kousek pod jejím povrchem. A zatímco čmeláci a včely kladou vajíčka do předem vytvořených voskových buněk (Goulson, 2010), jízlivky (*Eumenes* spp.) budují své komůrky z jílu (Gillott, 2005). Některé zednice (např. *Hoplitis* spp.) staví své komůrky podobně jako jízlivky z hlíny, jiné však využívají suché lodyhy bylin nebo staré ulity plžů. Naše největší včely, drvodělky (*Xylocopa* spp.), si vykusují hnízdní komůrku nejčastěji ve dřevě (Bogusch, 2007), jak

ostatně napovídá jejich český i vědecký název. Jedinečnost vosích (*Vespula* spp.) hnízd tkví v tom, že královna používá ztrouchnivělé dřevo, ze kterého vyrábí papír splený pomocí svých slin. Motýli zase kladou vajíčka na rostlinu, která je pak potravou vylíhlých housenek (Macek et al., 2012). Endoparazitickým způsobem se rozmnožují střechci (Oestridae), jejichž larvy parazitují na obratlovcích. Kuklicovití (Tachinidae) zase kladou vajíčka na list, který pozrou larvy jiného hmyzu a tito jedinci tak prodělávají svůj vývoj uvnitř hostitele (Gillott, 2005). Někteří opylovači jsou eusociálními druhy, což znamená, že v případě včel žijí v úlu desetitisíce jedinců a počty čmeláků v hnízdě se pohybují v řádu stovek (Zahradník, 1987). To z nich činí skupinu efektivních a co do počtu hojně zastoupených opylovačů daných lokalit. Mnoho jiných druhů však po naklazení vajíček místo opouští, o své potomky se nestará a jedinci žijí solitérním způsobem (už zmínění motýli, samotářské včely, brouci).

Krom toho, u většiny opylovačů najdeme vývojová stádia, která ke svému růstu vyhledávají potravu jinde než v květech rostlin. Zatímco u včelovitých a medovos (Masarinae) je pyl a nektar zdrojem potravy jak pro dospělé, tak pro larvy, u většiny ostatních druhů jsou larvy masožravé (vosy – Vespidae), popřípadě býložravé (motýli – Lepidoptera) (Beneš et al., 2002; Macek et al., 2012). Avšak i mezi opylovači živícími se pylem nebo nektarem lze nalézt odlišnosti v míře jejich specializace na konkrétní druhy rostlin. Jediným známým úzce specializovaným čmelákem je euroasijský *Bombus consobrinus* (Dahlbom, 1832) s dlouhým sosákem, který navštěvuje primárně oměj *Aconitum septentrionale* (Linnaeus, 1753) (Loken, 1961; Gosselin et al., 2013). V Kalifornských pouštích mají dva kaktusy rodu *Pachycereus* pouze jednoho opylovače, a tím je noční motýl travařík (*Upiga* spp.), jehož samičky během noci sbírají pyl a přenášejí ho na neopylené kaktusy, kam posléze nakladou po jednom vajíčku (Jersáková a Tropek, 2018).

V návaznosti na předchozí poznatky nutno dodat, že v přírodě najdeme velmi málo příkladů obligátního mutualismu mezi dvěma konkrétními druhy. V situaci, kdy se ze stanoviště ztratí jeden druh, totiž zákonitě vymizí i druhý, na tomto vztahu závislý organismus. Proto mezi opylovači převažují spíše méně specializované druhy. I rostliny během evolučního vývoje přizpůsobovaly morfologii květu širší skupině opylovačů (polinační syndrom). Přináší to větší šanci, že se v blízkosti bude nacházet vhodný opylovač a zajistí úspěšnou reprodukci (Jersáková a Tropek, 2018). Vhodným příkladem mohou být noční motýli, kteří mimo jiné opylují právě i ty rostlin, které zrovna nenavštívili motýli denní a naopak (Walton, 2020).

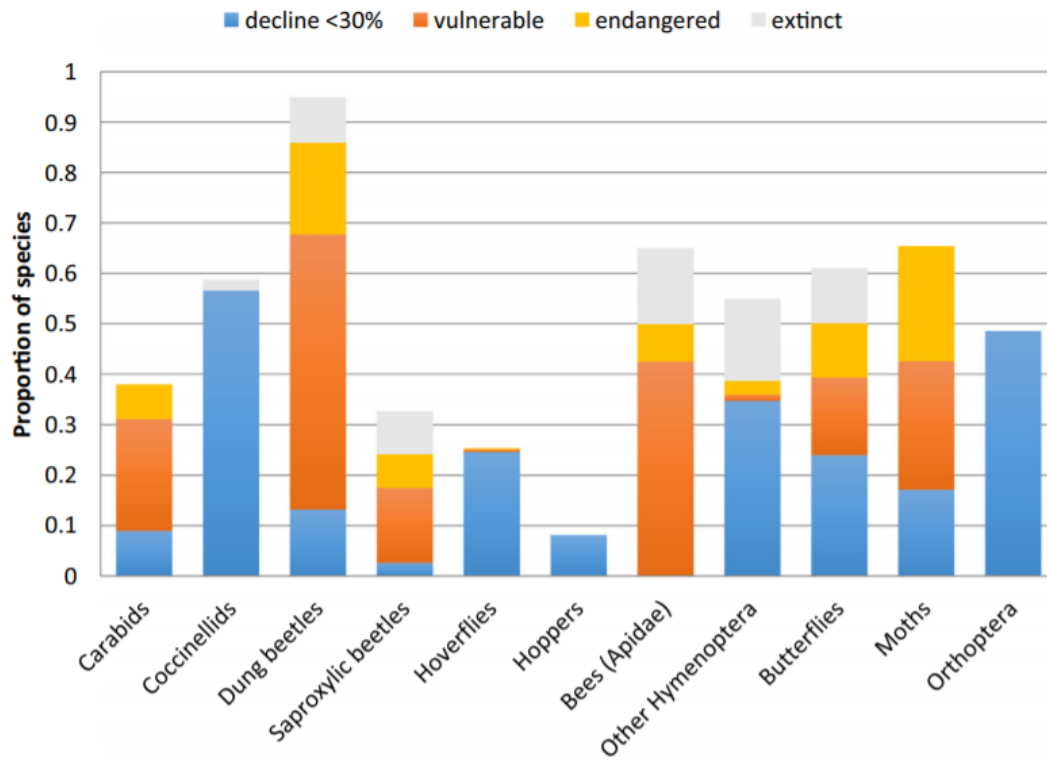
Z experimentálního vzorkování opylovačů, provedeného skupinou Z. Janovského na vegetačně pestré louce v Posázaví (Vernýřov), vyplynula řada nových poznatků o polinačních interakcích rostlin a různých taxonů opylovačů střední Evropy (Janovský, 2012). Ačkoliv nejčastějším druhem opylovače byla dle očekávání včela medonosná (17 % pozorovaných jedinců), nejpočetněji zastoupenou skupinu představovaly pestřenky (26 %), přičemž ostatní dvoukřídlí tvořili rovněž významný podíl opylovačů (19 %). Čmeláci byli pozorováni v 11 % všech záznamů. Včely a čmeláci měli vzájemně podobnější spektrum navštěvovaných druhů rostlin než při srovnání obou skupin s pestřenkami. Včela medonosná sice byla bezpochyby nejpočetněji zastoupeným druhem, ovšem upřednostňovala omezený počet různých rostlin – nejčastějším opylovačem byla pouze u tří z 29 sledovaných druhů. Naopak čmeláci byli nejvýznamnější u osmi a pestřenky u 11 druhů rostlin. Ačkoliv lze najít potravně specializované druhy i mezi pestřenkami, obecně tato čeleď dvoukřídlých vykazuje širokou potravní niku. Pestřenky proto spolehlivě vyplňují „mezery“ v opylování u rostlin, které často skloňované skupiny opylovačů jako včely a čmeláci téměř opomíjejí (McAlpine et al., 1987). Kupříkladu na malých květech rostlin pryskyřníku (*Ranunculus flammula* Linnaeus, 1753), jitrocele (*Plantago lanceolata* Linnaeus, 1753) nebo svízele (*Galium pumilum* Murray) se větší opylovači jen stěží udrží, a navíc se nejedná o květy s velkým objemem nektaru. Naopak nedostupné jsou pro pestřenky bobovité a stejně špatně svým krátkým sosákem dosáhnou na hlouběji uložený nektar například u pcháče (*Cirsium*), bodláku (*Carduus*) či chrpy (*Centaurea*). Pro motýly a čmeláky s dlouhým sosákem jsou tyto rostliny snadnějším cílem (Beneš et al., 2002; Janovský, 2012).

Čmeláci (*Bombus* spp.) představují důležitou skupinu opylovačů temperátního až boreálního ekosystému, a to jak vzhledem ke své početnosti, tak i díky četným adaptacím ke svému způsobu života (Goulson, 2010). Jednou z nich je přítomnost dlouhého sosáku u mnoha druhů (z nejběžnějších druhů např. *Bombus hortorum* Linnaeus, 1761; *Bombus pascuorum*) (Bibby, 2018), který většině ostatních blanokřídlých chybí. Díky němu dokážou konzumovat nektar a tím i opylovat rostliny s trubkovitými květy, které jsou pro zbylé opylovače nevyhovující. Typicky se jedná o bobovité rostliny (Fabaceae) včetně významných plodin jako jetel luční (*Trifolium pratense*) či tolíce vojtěška (*Medicago sativa* Linnaeus, 1753). Pouze čmeláci a některé druhy samotářských včel navíc ovládají tzv. sonikaci (buzz pollination), při níž dochází k rychlé kontrakci hrudních svalů, křídla bijí o sebe a vzniká vibrace, díky které se

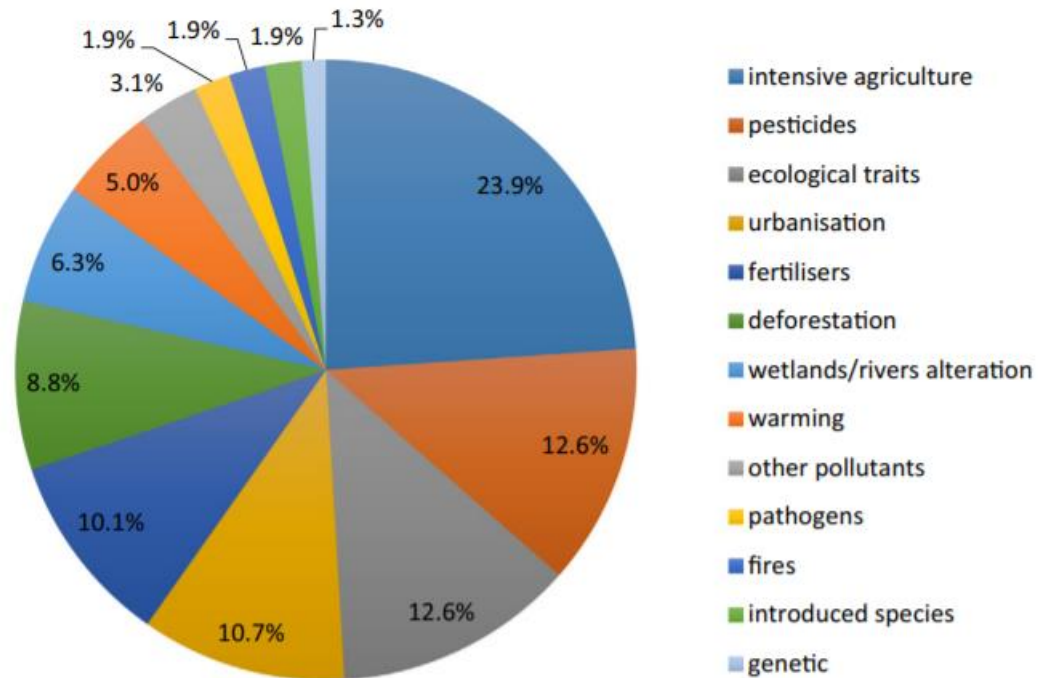
uvolňuje pyl ze špatně dostupných prašníků. Sonikace je klíčová například při pěstování borůvek nebo rajčat ve skleníku, ale i ve volné přírodě (Williams, 2002).

Přibližně od poloviny minulého století je v Evropě pozorován pokles abundancí následovaný i mizením některých druhů čmeláků. Tento trend tedy odpovídá nověji dokumentovanému poklesu početnosti i druhové bohatosti hmyzu obecně (Conrad, 2004; Shortall et al., 2009; Brooks et al., 2012; Ewald et al., 2015; Hallmann et al., 2017). Například na území Velké Británie a Irska od roku 1930 nezaznamenali nález 12 dříve se vyskytujících druhů čmeláků (Dupont et al., 2011). Ve Švédsku (Bommarco et al., 2011), Belgii (Rollin et al., 2019) a v několika státech střední a západní Evropy (Kosior et al., 2007) dospěli k podobným výsledkům. Zjevný ústup se netýká pouze Evropy, ale například i v Severní Americe byla pozorována výrazně nižší abundance hned několika druhů čmeláků (Colla et al., 2008; Cameron et al., 2011; Grixti et al., 2019). Ohrožení je zjevné nejen u čmeláků, ale platí pro celý taxon včelovitých (Obr. 1.).

Pravděpodobně se jedná o důsledek synergického působení více faktorů, které ohrožují populace jak čmeláků, tak i zbylých hmyzích opylovačů. Největší podíl je často přisuzován nynější intenzivní zemědělské činnosti (viz Obr. 2), která vede mj. k omezení celosezónní dostupnosti potravních zdrojů a jejich monotónnosti, absenci přirozených hnízdních stanovišť či používání toxických pesticidů. Rozšiřování silnic, zástavby bez zeleně a průmyslových zón rovněž přispívá ke ztrátě stanovišť (Goulson, 2015). Jakákoli ztráta biologické rozmanitosti je věcí veřejné obavy, ale úbytky opylovačů jsou obzvláště znepokojující kvůli možným účinkům na reprodukci rostlin a narušení ekosystémových služeb (Sluijs, 2020).



Obrázek 1: Proporciální zastoupení druhů uvedených taxonů v konkrétních kategoriích ohroženosti dle IUCN. Převzato: Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019.



Obrázek 2: Hlavní faktory zapříčiňující úbytek hmyzu. Převzato: Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019.

4. Příčiny ohrožení čmeláků a dalších opylovačů

Z výše uvedených studií je zřejmé, že během posledních desetiletí došlo k úbytku čmeláčích druhů. Detailní informace o distribuci druhů a jejich početnosti ale stále nejsou zcela kompletní, a tak není snadné jasně postihnout/vyčíslit rozsah ztrát (Goulson, 2003). V České republice lze rámcově odhadnout situaci čmeláků na základě srovnání dvou Červených seznamů ohrožených bezobratlých živočichů (Farkač et al., 2005; Hejda et al., 2017). Během 12 let se celkem 5 z 21 zástupců přesunulo do vyšší kategorie ohrožení podle IUCN (*B. distinguendus* Morawitz, 1869; *B. confusus* Schenck, 1859; *B. pomorum* Panzer, 1805; *B. ruderatus* Fabricius, 1775; *B. subterraneus* Linnaeus, 1758). Přitom kupříkladu čmelák zdobený (*B. distinguendus*) z původního výskytu ve třinácti krajích České republiky zůstal ve dvou a téměř totožnou míru ústupu pozorujeme například u čmeláka humenního (*B. ruderatus*), klamavého (*B. confusus*) nebo ovocného (*B. pomorum* Panzer, 1805). Z celkem 596 druhů včel (Anthophila) je pouze 229 z nich bez ohrožení (Hejda et al., 2017). V následující kapitole představuji příčiny úbytku opylovačů, které se však netýkají pouze zemí, jež jsou bohaté na studie zaměřené na tuto problematiku, (např. Severní Amerika, Velká Británie nebo státy evropského severozápadu). Jsou to jevy, které narušují biodiverzitu všude tam, kde člověk svým působením rapidně mění krajinu. Česká republika není výjimkou.

4.1. Degradace přirozených stanovišť

V důsledku rychlého růstu světové populace v minulém století vzrostla poptávka po zemědělských produktech. S ohledem na tento fakt bylo zapotřebí rozšířit ornou půdu a zrychlit a zefektivnit produkci za pomoci externích vstupů. Intenzifikace zemědělství má ale značný dopad na kvalitu vody, půdy, krajinný ráz a ztráty biodiverzity (Benton et al., 2005; Tschamtkke et al., 2005; Geiger et al., 2010; Bretagnolle, 2015). S růstem populace souviselo i rozšiřování sídel a průmyslových zón na úkor přírodních stanovišť. Jedním z důsledků této expanze je ztráta přirozených habitatů sloužících pro hnízdění či jako pestrý zdroj potravy. Vytratila se krajinná mozaika tvořená remízky, pastvinami, podmáčenými oblastmi a pásovitým uspořádáním orné půdy s pestrým zastoupením plodin, doprovázeným i časovou variabilitou výsevu a sklizně (Goulson, 2003). To vše činí nynější způsob intenzivního obhospodařování půdy jedním z nejvlivnějších

faktorů zapříčiňujících ztrátu biologické rozmanitosti (Kosior et al., 2007; Dupont et al., 2011; Kennedy et al., 2013; Palma et al., 2015; Rollin et al., 2020).

Ideální habitaty nejen pro čmeláky představují všechny druhově pestré louky, vřesoviště či slatiny (Osborne et al., 1991). Tato stanoviště v Evropě markantně ubývají, nahrazují je velká monokulturní pole, zastavěná území nebo – zhusta hospodářské – lesy. Především ze zemědělsky využívané krajiny vymizely remízky a zmenšily se okraje polí, které jsou navíc často sečeny (Goulson, 2003). Díky těmto zásahům je ztracena značná část rostlinné diverzity, která je zároveň utlačována herbicidy. Sekundárně se projeví na skladbě rostlin v okolí polí také používání hnojiv (Palma et al., 2015). Studie dokládající pozitivní vztah mezi diverzitou rostlin a počtem druhů včelovitých opylovačů (Kells et al., 2001; Bäckman a Tiainen, 2002), jen potvrzují důležitost polo/přirozených lokalit v přírodě. Samozřejmě i samotná pole mohou někdy sloužit jako zdroj potravy. Ale v dobách, kdy byly v osevním postupu hojně využívány příznivé účinky bobovitých rostlin na úrodnost půdy, byli například čmeláci s dlouhými sosáky mnohem početnější než nyní. Tyto plodiny jsou z majoritní části nahrazeny levnými umělými hnojivy a z krajiny se vytratil významný zdroj potravy pro čmeláky (Biesmeijer et al., 2006; Dupont et al., 2001; Wood et al., 2019) a nynější volba plodin (s velmi častým pěstováním řepky olejky) vyhovuje zejména generalistům.

Ani v případě výsevu plodin, jež náleží mezi dvojděložné, kvetoucí rostliny však pole nedokážou zajistit kontinuální přísun pylu a nektaru od dubna do srpna. Obzvláště pro čmeláky je plynulý zdroj potravy důležitý, jelikož si v hnízdě nedělají velké potravní zásoby, tak jako například včely medonosné (Williams a Christian, 1991). Zároveň není příliš známo, do jaké míry jsou opylovači ovlivňováni monotónností potravy, která se jim v agrární krajině nabízí. Jednotlivé pyly se liší v obsahu bílkovin, aminokyselin, lipidů, vitamínů a minerálů, obdobně i cukerné složení nektarů se rostlinu od rostliny různí. Vliv to může mít na fyziologickou odolnost proti nemocem a samotnou dlouhověkost čmeláků (Goulson et al., 2015).

Současné zemědělství s sebou přináší krom redukované dostupnosti potravy i další omezení. Čmeláci potřebují vhodná místa k uhnízdění a těch se jim dostává pomálu kvůli častým zásahům do krajiny a chybějícím stanovištím. Čmeláci hnízda, která se soustřeďují na okraje polí do hustých trsů trávy nebo opuštěných nor (Svensson et al., 2000; Osborne et al., 2008), mohou být kvůli časté seči za použití těžké techniky zničena (Fussell a Corbet, 1992). To se týká především druhů hnízdících na povrchu. Čmeláky, kteří vyhledávají primárně opuštěné nory, může ohrozit kolísající populace malých savců,

v jejichž norách hnízdí (Goulson, 2003). Především druhy čmeláků, jejichž královny se probouzejí později v sezóně, nemusí nalézt vhodné místo na uhníždění. V krajině, kde je jejich dostupnost limitovaná, už bývají všechna osídlena jinou začínající kolonií (Kells a Goulson, 2003; Dupont et al., 2011; Fitzpatrick et al., 2017; Rollin et al., 2020).

Opomenout nelze ani fragmentaci krajiny. V důsledku řady různých diskutovaných faktorů jsou populace čmeláků stále menší, roztržštěné a nacházejí se daleko od sebe (Goulson et al., 2008; Osborne et al., 2008). Kupříkladu *B. subterraneus* byl ještě před druhou světovou válkou rozšířen po celé jižní Anglii. Po masivním rozvoji zemědělství zbývalo v 80. letech pouze několik malých a izolovaných populací v národních rezervacích, které unikly intenzifikaci. Naposledy byl zaznamenán roku 1988. Podobný osud, tedy pravděpodobnou extinkci na území Velké Británie lze očekávat i u *B. sylvarum* (Linnaeus, 1761) nebo *B. distinguendus*, kteří se nyní vyskytují pouze na několika nevelkých a vzájemně izolovaných lokalitách Spojeného království (Goulson et al., 2008).

Malé, prostorově oddělené populace jsou ze své podstaty zranitelnější kvůli demografické a environmentální stochasticitě. Jestliže je populace součástí širší metapopulace, pak lze regionální vyhynutí vyvážit následnou rekolonizací, ale pokud je fragmentace závažná, vhodné plošky nemusí být znovu osídleny. V případě fungujících metapopulací je zajištěn tok genetické informace a je zabráněno inbreedingu (Frankham et al., 2002).

Druhy jako *B. terrestris* nebo *B. lucorum* (Linné, 1761) létají v okruhu 1,5–2 km, takže podstatně lépe reagují na změny v prostorových měřících (Dupont et al., 2011; Palma et al., 2015). Zatímco *B. pascuorum*, *B. humilis* (Illiger, 1806), *B. ruderarius* (Müller, 1776) nebo *B. sylvarum* se vzdalují pouze pár set metrů od hnízda a v průběhu sezóny se může stát, že nenaleznou dostatek plošek s vhodnými rozkvetlými rostlinami; ohroženo může být i oplození královen (Bommarco et al., 2011; Rollin et al., 2020). Negativní efekt fragmentace spolu se sníženou potravní nabídkou může být posilován používáním pesticidů, jež mají přímý negativní vliv na bezobratlé.

V souvislosti se zemědělstvím jsou pesticidy nazírány jako klíčový faktor úbytku hmyzu (Hallmann et al., 2017; Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019). V Kalifornii doložili zrychlující se úbytek motýlích druhů dva roky poté, co se na pozorovaných čtyřech lokalitách začaly využívat syntetické neonicotinoidy (1995) (Forister et al., 2016). Neonicotinoidy omezují aktivitu čmeláčích královen, stejně jako schopnost shánět potravu, s čímž souvisí menší růst kolonie (Palma et al., 2015). Mají většinou tzv. subletální účinek

– jedince neusmrtí, ale ovlivní jeho plodnost, mobilitu a chování. Cílí na receptory neurotransmiterů hmyzu a zhoršují navigační schopnosti a schopnost zapamatování si zdroje potravy. Hnízdo *B. terrestris* při expozici imidaklopridu zplodilo o 85 % méně královen a také celková hmotnost hnízda byla menší v porovnání s kontrolní skupinou. Na rostlinách se pesticidu vystavení čmeláci zdržovali delší dobu a za hodinu posbírali o 31 % méně potravy. Imidakloprid byl našťestí v roce 2013 spolu s dalšími pesticidy v zemích EU zakázán (Feltham, 2014). Problém spočívá také v samotné aplikaci pesticidů. Kvůli komerčním úlům *A. mellifera* jsou aplikovány zrána a večer (konkrétně např. pyrethroidy na brkev řepku – *Brassica napus*), tedy v době, kdy včelstvo není příliš aktivní. Ale toto načasování znamená přímý kontakt se čmeláky (Goulson, 2003; Williams a Osborne, 2009), což může být letální především pro malé, rozrůstající se kolonie o počtu jen několika dělnic.

Kromě výše zmíněných vlivů chemických látek bývají v souvislosti s toxicitou pro čmeláky zmiňovány také lípy (*Tilia* spp.). Již desítky let se nacházejí masy mrtvých čmeláků (ve výrazně menší míře např. i *A. mellifera*), pod kvetoucími lípami, konkrétně především pod lípou stříbrnou (*Tilia tomentosa* Moench, 1785) (Koch a Stevenson, 2017). Tato lípa je původní v jihovýchodní Evropě a jihozápadní Asii. Zejména díky své odolnosti vůči suchu i napadení mšicemi (Pigott, 1991) se však často vysazuje ve městech Evropy a Severní Ameriky i mimo původní areál výskytu (Filiz et al., 2015). Tento fenomén byl pozorován kupříkladu ve Velké Británii (Elwes a Henry, 1913), Švýcarsku (Maurizio, 1943), Německu (Madel, 1977; Donath, 1989; Mühlen et al., 1994; Illies, 2005), Rakousku (Pfitzner, 1978; Schedl, 2015), Polsku (Pawlikowski, 2010), Norsku (Løken, 1991) či v USA (Hopwood et al., 2016; Rao et al., 2017). Zatímco v Česku jsou mrtví čmeláci nalézáni výhradně pod nepůvodní lípou stříbrnou, v ostatních státech jsou úhyny spojovány i s jinými druhy líp.

Jedna z historicky prvních hypotéz vysvětlujících hromadné úhyny čmeláků předpokládala toxicitu blíže neurčených složek nektaru (Elwes a Henry, 1913). Geissler a Steche (1962) a Madel (1977) později považovali za vysvětlení údajné toxicity nektaru přítomnost monosacharidu manózy. Čerpali z dat von Frische (1928) a Staudenmayera (1939), kteří popsali toxický účinek manózy na včely a čmeláky. Tvrdili, že dochází k narušení glykolýzy v rámci kompetice manózy s glukózou o enzym hexokinázu a následující kaskádovité změny této metabolické dráhy vedou ke smrti organismu (Koch a Stevenson, 2017). Nicméně, pozdější studie nejen že vyloučily kompetiční inhibici

v glykolýze (Saunders et al., 1969; Van Handel, 1971), ale také vyvrátily přítomnost manózy v lipovém nektaru (Baal et al., 1992; Krasekbrink, 1994).

Vysvětlením některých recentně zdokumentovaných masových úhynů čmeláků pod lipami v USA může být použití neonikotinoidů. Konkrétně ve státě Oregon byly insekticidy tohoto typu aplikovány na lípy za účelem hubení mšic, které produkcí medovice znečišťovaly auta stojící pod stromy. Na jedné z lokalit bylo nalezeno zhruba 50 000 mrtvých jedinců čmeláků, v přepočtu se jednalo asi o 160 kolonií. Přestože použitá dávka insekticidu dosahovala minimálních hodnot a koncentrace látky na žádném ze stromů nepřekračovala povolené limity, jedná se o dosud nejpočetnější zaznamenaný lokální úhyn čmeláků v Severní Americe (Hopwood et al., 2016). Ovšem záznamy o úhynech čmeláků předcházely zavedení neonikotinoidních insekticidů v 90. letech, tudíž mohou fenomén vysvětlit pouze v konkrétních lokálních případech, nikoli v jeho nejobecnější rovině (Black a Vaughan, 2013).

Jiní autoři se přiklánějí k názoru, že květy lípy stříbrné v určité fázi kvetení neobsahují dostatečné množství nektaru na pokrytí potřeb metabolismu čmeláků (Baal et al., 1994; Mühlen et al., 1994; Illies, 2016; Koch a Stevenson, 2017). Lípy sice kvetou několik týdnů, ale objem nektaru je vysoce variabilní jak během dne, tak i v rámci celého období květu. Podle dostupných prací výrazně klesá již druhý nebo třetí den kvetení (Illies, 2007; Pigott, 2012). Naproti tomu Jacquemart et al. (2018) při podrobné chemické analýze několika druhů lip zjistili, že lípa stříbrná vytváří více květů na m³ než lípa malolistá (*T. cordata* Miller, 1768) a lípa velkolistá (*T. platyphyllos* Scopoli, 1772). Množství nektaru a obsah sacharidů v jednom květu lípy stříbrné byl dvakrát vyšší, než u *T. platyphyllos* či *T. × europaea* (Hayne) a u *T. cordata* naměřili až čtyřikrát menší koncentraci cukru než u nepůvodního druhu lípy. Předpokládá se, že v oblastech, kde se vyskytuje jen málo jiných potravních zdrojů, létají čmeláci až do svého vyčerpání na přítomné lípy. Ty je vábí silnou vůní navzdory chybějícímu nektaru a čmeláci mají tendence projevovat vysokou věrnost potravnímu zdroji, který jim na začátku kvetení poskytl hojný přínos potravy. To je ovšem v rozporu s důkazy, že chování čmeláků při hledání potravy je vysoce sofistikované a zahrnuje kontinuální posuzování získané odměny v poměru k energii vynaložené při jejím vyhledávání (Heinrich, 1979; Pyke, 1979; Goulson, 1999; Raine a Chittka, 2006). Na druhou stranu však existují také studie, při kterých bylo umírajícím čmelákům sebraným pod lipami podáno dostatečné množství nektaru z lípy stříbrné a tito čmeláci se zotavili (Baal et al., 1992; Surholt, 1992). Tedy v případě, že se v blízkosti líp nenachází alternativní zdroj nektaru, může tato teorie

mnohé osvětlovat. Ale Koch a Stevenson (2017) tvrdí, že ani „vyhladovění k smrti“ není univerzální, vše vysvětlující hypotéza, jelikož v Royal Botanic Gardens v Anglii pozorovali stovky mrtvých čmeláků pod lipami navzdory jiným dostupným zdrojům potravy v okolí.

Jedna z dalších hypotéz se opírá o přirozený úhyn čmeláků na konci sezóny (Lande et al., 2019). Lípa stříbrná v evropských podmínkách kvete během července a začátku srpna, tedy později než původní druhy rodu, což z ní činí významný potravní zdroj pro opylovače (Melville, 1949). Zároveň právě v tomto období směřují k zániku kolonie některých druhů čmeláků. V České republice jsou však nejběžnějšími a nejhojnějšími druhy čmeláků především *B. terrestris* a *B. lucorum*, kteří také bývají pod lipami nejčastěji nalézáni (*pers. observ.*). Oba druhy mají početné kolonie s dlouhou persisterancí během sezony, přičemž doba kvetení lípy stříbrné přichází dříve, než období zániku hnízd (Edwards a Jenner, 2005; Pawlikowski, 2010). Nadto Mühlen et al. (1994) ve své studii korelaci přirozeného úhynu s dobou kvetení lípy experimentálně vyvrátili. Pouhých 6 % mrtvých čmeláků z 4116 jedinců nalezených pod lípou stříbrnou klasifikovali jako „staré“ dle opotřebení křídel a ztráty ochlupení. Hypotéze úhynu vlivem přirozené senescence odporuje mimo jiné i fakt, že sebraný vzorek čmeláků obsahoval mnoho mladých královen, které se teprve chystaly přezimovat. Přirozený úhyn vlivem stárí tedy opět nelze chápat jako obecně platné vysvětlení, vztahující se na tisíce uhynulých jedinců, nalézáných pod lipami.

Na základě výše uvedeného je tedy zřejmé, že otázku masových úhynů čmeláků pod lipami zdaleka nelze považovat za vyřešenou. Možný směr dalšího výzkumu lze spatřovat v ověření role geografické (ne)původnosti daných druhů lip na konkrétním území, kde byly evidovány početné úhyny čmeláků. Budoucí studie by se tak mohly zaměřit na zjištění, zdali se mrtví čmeláci nacházejí striktně pod areálově nepůvodními druhy, tedy zda tkví problém v krátkém časovém úseku koevoluce stromů a čmeláků. Stejně tak je zapotřebí dalších rozborů pylu a nektaru, vzhledem k nejednoznačným dosavadním výsledkům (Madel, 1977; Denker et al., 1992; Pawlikowski, 2010; Fossen et al., 2018) a vyhodnocení jejich účinků na organismus včel.

4.2. Změna klimatu

Čmeláci mají poměrně široký areál rozšíření, obývají arktickou tundru, většinu ekosystémů mírného pásu a omezený počet druhů dokonce i tropické lesy. Některé druhy

se výjimečně adaptovaly na teplé a suché pouštní klima (*B. sonorus* Say, 1837; *B. morrisoni* Cresson, 1878) nebo na teplé a vlhké tropické nížiny (*B. atratus* Franklin, 1913; *B. pullatus* Franklin, 1913) (Hines, 2008). Maximum druhového bohatství taxonu se však nachází v temperátních a chladných horských oblastech severní polokoule (Williams, 1998). Robustnější tělesná stavba, husté ochlupení a fakultativní endotermie (Heinrich a Esch, 1994) jsou znaky, díky kterým čmeláci dosáhli vysoké diverzity v arktických, subarktických a boreálních oblastech (Williams, 1998; Hines, 2008; Rasmont et al., 2015). Jejich rozšíření je kromě teploty regionu silně ovlivněno i vegetačním pokryvem (Medler a Carney, 1963; Hines, 2008), přičemž oba tyto faktory jsou modifikovány postupující klimatickou změnou – dnes již vědeckou komunitou i veřejností vesměs široce přijímaným fenoménem (Solomon et al., 2007; Harvey, 2018). Adaptace čmeláků na chladnější klima tedy vyvolává otázku, jaký je stihne osud za současného globálního oteplování (Rasmont et al., 2015).

Za poslední století vzrostla průměrná teplota zhruba o 0,8 °C a posunula klimatické izotermy na sever v průměru o 120 km (Parmesan et al., 1999). Změna klimatu je vnímána jako jedna z největších hrozeb celosvětové biologické rozmanitosti, ale její pravděpodobné dopady na opylovače nejsou zcela osvětleny (Goulson et al., 2015). Existuje několik studií, které z velké části připisují současný úbytek některých čmeláků klimatické změně (Williams et al., 2007; Bartomeus et al., 2013; Kerr et al., 2015). Problematika globální klimatické změny tkví například v náhlých extrémních změnách abiotických podmínek, které mohou výrazně ovlivnit nebo zničit mnohé kolonie. Pravděpodobně poroste početnost extrémních povětrnostních jevů (jako je tornádo) či ničivých bouří. V důsledku silných přívalových dešťů budou mnohá pozemní i podzemní hnízda vytopena povodněmi. Léta budou suchá, což se projeví na nedostatečném zapojení vegetace jakožto potravním zdroji opylovačů. To ohrozí především populace druhů, jejichž královny se probouzejí později a expanze hnízda probíhá v létě (Rasmont a Iserbyt, 2012). V této souvislosti rovněž Soroye et al. (2020) predikují ústup čmeláků ze sušších stanovišť. Lze očekávat, že sucho také povede k nárůstu počtu/frekvence destruktivních požárů (Goulson et al., 2015).

Klimatické změny se nicméně na populacích bezobratlých opylovačů podepíší především samotným globálním zvýšením průměrné roční teploty. Teplota hraje roli při načasování důležitých životních projevů (tzv. fenologických fází) jak u rostlin, tak u živočichů (Rafferty a Ives, 2011). Reakce rostlin na změnu teploty jsou poměrně různorodé. Při analýze fenologických fází cévnatých rostlin v USA se ukázalo, že 89 ze

100 vybraných druhů kvete dříve, s individuálním posunem v rozmezí 2–46 dní (Abu-Asab et al., 2001). Jiné práce však (při studiu odlišných taxonů rostlin) žádnou změnu nezjistily (Bradley et al., 1999), u některých rostlin se doba kvetení dokonce zpozdila (Fitter a Fitter, 2002). Většina publikovaných studií však konstatuje, že dřívější kvetení je nejčastěji pozorovaným trendem (Parmesan a Yohe, 2003; Root et al., 2003; Primack et al., 2004; Willmer, 2012). Zároveň se rostliny, podobně jako opylovači, začaly objevovat ve vyšších nadmořských výškách (Grabherr et al., 1994; Klanderud a Birks, 2003; Trivedi et al., 2008). Tato zjištění vyvolávají otázku, zdali může dojít k časovému nesouladu mezi probouzením prvních opylovačů a rozkvětu rostlin především brzy na jaře.

Jedna dlouholetá studie z Colorada ukázala, že množství semen lilie *Erythronium grandiflorum* (Pursh) každým rokem stále klesalo. Jako vysvětlení autoři uvádí rostoucí fenologický nesoulad s čmeláčími královnami, které jsou brzy na jaře hlavními opylovači této lilie (Thomson, 2010). Práce Kudy et al. (2004) a Kudy a Ida (2013) potvrdily, že určité jarní efemerní rostliny kvetou dříve a se svými opylovači se téměř minou. K odlišným výsledkům došla robustní severoamerická studie Bartomeuse et al. (2011). Pracovala s 10 druhy včel ve 4 rodech, které se probouzejí brzy zjara a jsou považovány za generalisty, a celkem se 106 druhy rostlin, které tyto včely navštěvují. Autoři měli k dispozici rozsáhlé časové řady s daty kvetení modelových rostlin. Výsledky analýzy ukazují, že fenologické změny u včel odpovídají změnám u rostlin. Nejvýraznější reakce na zvýšení teploty se projevila u včel i rostlin v letech 1977–1999. Rostliny rozkvétaly dříve a úl byl aktivní v brzkých jarních termínech. To naznačuje paralelní odezvu na klimatickou změnu. Neil et al. (2010) poukazují na to, že ve městech jakožto na „tepelném ostrově“ dochází k ještě většímu časovému posunu kvetení rostlin. V Japonsku kvůli neobvykle teplému jaru v roce 2002 došlo ke snížení počtu semen u rostlin, které jsou opylovány včelami, včetně čmeláků. Překvapivě rostliny, které navštěvují především mouchy, neměly průkazně odlišné počty semen oproti klimaticky průměrným sezonám (Kudo et al., 2004). Podobný trend byl pozorován v USA (Motten, 1986), takže se zdá, že mouchy jsou dosud spolehlivými opylovači i v případě postupné změny klimatických podmínek. Nabízeným vysvětlením je obecně lepší přizpůsobivost zástupců dvoukřídlých k měnícím se podmínkám, což umožňuje jejich synchronizaci s rostlinami. Navíc některé mouchy se obvykle objevují o několik dní dříve, než první květy, tudíž v případě fenologického postunu kvetení se rozdíl do jisté míry vyrovná (Kudo et al., 2004). Pokud však oteplování klimatu bude pokračovat stejným, případně ještě rychlejším tempem,

v budoucnu by mohlo dojít k významnému fenologickému nesouladu v mnohem větším měřítku.

Fenomén klimatické změny má ještě další dopad. Jeden z možných scénářů úniku druhů (či celých jejich společenstev) před zvyšující se teplotou je posun do vyšších nadmořských výšek. Zejména horské oblasti po celém světě jsou proto obzvláště náchylné k dopadům měnících se podmínek (Franzen a Molander, 2012). Rozsáhlá studie zahrnující 66 druhů čmeláků celé Evropy a Severní Ameriky tuto teorii potvrdila. Regiony ve vyšších nadmořských výškách, kde dříve nízké teploty limitovaly výskyt konkrétních druhů, jsou nyní těmito druhy kolonizovány. Tento fenomén má ovšem i opačný efekt – jakmile teploty na lokalitách stoupou nad horní teplotní limit výskytu některých druhů, druhové bohatství čmeláků v oblastech pokleslo (Soroye et al., 2020).

Jiná studie ze Španělska srovnávala distribuci druhů čmeláků z historických dat (1988–1989) a dat novějších (2007–2009). V zájmovém území došlo mezi lety 1971–2000 k nárůstu teploty o 0,9 °C, přičemž srážkový rozdíl nebo výrazné změny ve vegetační struktuře nebyli prokázány. Mezi dvěma studovanými obdobími byly zjištěny významné rozdíly v distribuci druhů podél altitudinálního gradientu/gradientu nadmořské výšky. Posun do vyšší nadmořské výšky byl zaznamenán u 9 z 21 druhů (např. *B. muscorum* Linnaeus, 1758 vystoupal průměrně o 717 m), zatímco u 7 druhů tomu bylo naopak (např. *B. hortorum* byl nalezen v průměru o 531 m níže). Počet vymizení kolonií z lokalit předčil nově kolonizované lokality v dolních i středních výškách, kdežto vyšší nadmořské výšky jako jediné představovaly pozitivní výsledek nárůstu četnosti čmeláků (Ploquin et al., 2013).

Na základě dalších prací lze zároveň zobecnit, že druhy s krátkým a středním sosákem jsou za poslední léta mnohem početnější ve středních i vyšších nadmořských výškách oproti těm s jazykem dlouhým (Bommarco et al., 2011; Dupont et al., 2011; Ploquin et al., 2013). Podobný trend popsala i studie Ploquina et al. (2013). Druhy jako *B. sylvarum*, *B. ruderatus*, *B. hortorum* nebo *B. pascuorum*, které spojuje delší či střední délka sosáku, byly pozorovány v mnohem nižších početnostech ve druhém sledovacím období. Tito čmeláci vyhledávají především rostliny s hlubšími květy, tudíž nastávající změny teplot v souvislosti s úzkou potravní nikou favorizuje na jejich úkor přizpůsobivější druhy, které mají vyšší toleranci ke změnám podmínek (Ploquin et al., 2013).

Výzkum z Pyrenejského poloostrova dospěl k podobně různorodým výsledkům. Zabýval se vlivem topoklimatu a krajinného pokryvu na potenciální distribuci a

abundanci čmeláků. Výsledky čmeláky rozčlenily do tří skupin, přičemž mobilita v krajině se u první skupiny měnila v závislosti na změně klimatu a zároveň typu vegetace (*B. hortorum*, *B. lucorum*, *B. mesomelas* Gerstäcker, 1869, *B. muscorum*, *B. pratorum*, *B. ruderarius*), zatímco druhá skupina svůj pohyb v krajině podmiňovala především krajinným pokryvem (*B. sichelii* Radoszkowski, 1860; *B. soroeensis* Fabricius, 1777; *B. wurflenii* Radoszkowski, 1860). Druhem indiferentním ke krajinné struktuře i změně teploty, tvořícím třetí skupinu, byl euryekní *B. terrestris* (Herrera et al., 2013). Výškový posun byl studován i na dalších skupinách hmyzu. Kupříkladu v České republice tým Martina Konvičky popsal dopad klimatických změn na modelové skupině denních motýlů. Výsledky ukazují, že během druhé poloviny 20. století 12–15 (v závislosti na metodě analýzy) ze 119 zkoumaných druhů se nachází ve vyšších nadmořských výškách. Reakce na změnu jsou napříč skupinami hmyzu velmi individuální, některé druhy reagují posunem do vyšších nadmořských výšek (Konvička et al., 2003), zatímco jiné vykazují neintuitivní pohybové vzorce nebo žádnou změnu (Herrera et al., 2013; Ploquin et al., 2013). V reakci na změnu klimatu se organismy neposunují pouze ve vertikálním směru, ale lze očekávat i latitudinální posun. Na severní polokouli by tak druhy měly expandovat směrem do chladnějších, severních oblastí, přičemž jižní okraje areálu by se měly obdobně posunovat stejným směrem (Kerr et al., 2015).

Nástin budoucnosti evropských čmeláků přináší *Climatic risk and distribution atlas of European Bumblebees* (Rasmont et al., 2015). Autoři pracovali se současným rozšířením a klimatickými nikami čmeláků a modelovali jejich možné budoucí rozšíření s použitím predikčních klimatických modelů s odlišnou rychlostí změny klimatických podmínek. Blízkou budoucnost klimatu má v rukou alespoň zčásti člověk, který ovlivňuje koncentraci skleníkových plynů v atmosféře. Práce tedy počítala se třemi možnými scénáři do roku 2100, které zahrnovaly veškeré politické, sociálně-ekonomické a technologické aspekty. První ze scénářů byl progresivní co do zmírnění lidského působení a předpokládaný vzrůst průměrné teploty byl o 3 °C. Druhý představuje středně pokročilé změny lidských činů, které by se odvíjely od současně známých socioekonomických trajektorií, přičemž předpokládaný vzrůst teploty byl o 4,7 °C. Třetí scénář znamenal zvýšení teploty o 5,6 °C z důvodu nadřazenosti trhu, globalizace a volného obchodu na úkor environmentální politiky. Výsledky projekcí byly alarmující především pro třetí scénář, kdy by lidstvo do roku 2100 výrazně nedopomohlo ke zmírnění globálního oteplování. Pro 25 evropských druhů čmeláků a pačmeláků (*Psithyrus*) by to znamenalo ztrátu téměř celého stávajícího areálu rozšíření bez možnosti

kolonizace klimaticky odpovídajících regionů, což by pravděpodobně vedlo k jejich extinkci. Naopak jestliže by situace byla příznivá jako v případě prvního scénáře, takto ohrožené druhy by byly pouze 3. Je zřejmé, že jižní Evropa je už nyní z hlediska čmeláků druhově chudá. Například pro okolí Lisabonu a Sevilly všechny tři scénáře předpokládají, že do roku 2050 zde může zůstat pouze jeden druh (*B. terrestris*), alternativně dva (*B. argillaceus* Scopoli, 1763). Podobně v okolí Vídně, Londýna, Amsterdamu, Paříže, Bruselu, Stockholmu či Helsinek by zůstaly 3 až 4 druhy do roku 2100. V České republice by na konci století v nejhorším případě žilo pouze 16 % z aktuálně se vyskytujících druhů, v nejlepším 55 %. Na severu Evropy by bylo v ohrožení jen několik druhů, většinou specializovaných chladnomilných druhů, jako např. *Bombus polaris* Curtis, 1835; *Bombus consobrinus* Schenck, 1859 nebo *Bombus alpinus* Linnaeus, 1758. Celkový počet druhů ve Skandinávii by v závislosti na situaci buď stagnoval, nebo se naopak zvyšoval, protože lze očekávat značnou kolonizaci severních zemí novými druhy.

Výsledky této projekce jsou však pouze hypotetické, přestože se zakládají na reálných datech distribuce druhů. Lze však jen těžko předem odhadovat, do jaké míry budou druhy schopny kolonizovat nová území nebo naopak zdali – případně pro které z nich – bude ztráta jejich aktuálních stanovišť výskytu opravdu znamenat vyhynutí bez možnosti jiné adaptace. Schopnost druhu kolonizovat nová území závisí na pravděpodobnosti, s jakou se na taková místa může dostat. To je v zásadě určeno disperzní schopností druhu, pro kterou je limitujícím faktorem fragmentované prostředí (Rasmont et al., 2015).

Globální klimatická změna se tedy bude ve vztahu ke čmelákům projevovat v řadě spolupůsobících faktorů, z nichž některé budou působit dlouhodobě, jiné epizodicky a nárazově, ale souhrnně mohou způsobit značné změny v rozšíření i početnostech populací jednotlivých druhů. Aktuální práce bohužel ukazují, že celková míra ústupu čmeláků z krajiny související se změnou klimatu převyšuje míru kolonizace nových dostupných území (Soroye et al., 2020). Navíc jsou čmeláci pravděpodobně mnohem senzitivnější vůči jiným ohrožujícím faktorům v momentě, kdy čelí svým teplotním limitům (Williams a Osborne, 2009). Nadto, i kdyby se většině druhů povedlo kolonizovat nové, klimaticky aktuálně vhodnější prostředí, může se stát, že specializovaní čmeláci nebudou mít dostatek vhodných mikrostanovišť k hnízdění. Stejně tak místo nemusí nabízet preferovaný zdroj potravy. Předpokládá se, že rostliny budou nuceny k posunu v prostoru obdobně, ale na mnoha místech pro ně bude limitující typ půdy. Ten se mění v rámci

reakce na klimatickou změnu v řádech tisíců let, takže se nejpravděpodobněji bude jednat o individuální disperzi rostlin, nikoliv celých společenstev. Zmiňovaný *Climatic risk and distribution atlas of European Bumblebees* předestírá nejpravděpodobnější důsledky klimatické změny. Tyto konsekvence sekundárně ohrožují ekosystémové služby, které nám opylovači zprostředkovávají. Atlas by proto měl sloužit jako inspirace a podnět k naléhavým změnám. Navrhuje neprohlubovat, a naopak vhodnými opatřeními snižovat fragmentaci krajiny pro lepší pohyb druhů k preferovaným stanovištím, zlepšovat jejich podmínky a volit vhodnou mikroklimatickou ochranu oblastí (Rasmont et al., 2015).

4.3. Parazité, nemoci a mezidruhová kompetice

Téměř každý organismus na planetě může být hostitelem nějakého parazita či trpět infekčním onemocněním, které přirozeně snižuje početnost populace daného druhu. Během evolučního „závodu ve zbrojení“ pak dochází k vytváření stále větší rezistence organismu vůči danému patogenu a současně je tento patogen selektován ke zvyšování své virulence (Vermeij, 1987). Již před více než 100 lety započala introdukce několika druhů čmeláků a včel mimo území jejich přirozeného výskytu, jež gradovala od 80. let minulého století. Došlo ke zdokonalení technik chovu včelstev, která jsou pak mnohdy importována i do jiných zemí zejména za účelem opylování skleníkových plodin. Tehdy se ale vědělo jen velmi málo o včelích parazitech a patogenech, kteří ovlivňují dynamiku populací. Kromě toho, že samotný transport na dlouhé vzdálenosti znamená pro včelí kolonie velký stres v podobě vystavení nepřírodným vibracím, vysokým teplotám, koncentracím oxidu uhličitého, a tedy snížení fitness, zároveň představuje riziko zavlečení cizích patogenů do míst, kde tamní fauna nemá proti těmto organismům dostatečně vyvinutou obranyschopnost (Goulson, 2008).

Nejznámějším příkladem je ektoparazitický roztoč kleštík včelí (*Varroa destructor* Anderson a Trueman, 2000), který byl původně vázán na asijskou včelu východní (*Apis cerana* Fabricius, 1793). Ta je chována podobně jako včela medonosná a při jejím exportu mimo oblast autochtonního výskytu se s ní rozšířil i kleštík včelí (Goulson et al., 2015). U původního hostitele je kleštík považován za bezvýznamného škůdce, včela východní se dlouhodobou koevolucí s parazitem adaptovala a nepůsobí na ni letálně (Rath, 1999). Poté, co včela východní sensoricky rozpozná přítomnost kleštíka v plodové buňce, začne dělnice buňky otevírat a roztoč buď opustí místo sám, nebo včela odstraní kleštíka i larvu. Kleštík ve včelím hnízdě přežívá především na plodu trubců,

protože víčko buňky je mnohem pevnější a pro dělnici hůř odstranitelné. Vzhledem k tomu, že trubci se líhnou pouze na konci sezóny, parazit se nestihne dostatečně rozmnožit (Rath, 1999).

U včely východní a kleštíka včelího jde tedy o ustanovení jakési rovnováhy, což neplatí v případě včely medonosné. Dospělci i larvy roztočů se živí hemolymfou včel a včelího plodu, který je nejzranitelnější. Včely medonosné pak ztrácejí hmotnost, sníží se letový výkon (Duay et al., 2002) a zkrátí se délka jejich života. Včelstvo, kde se roztoč rozmnoží do tisíců jedinců, většinou zimu nepřežije (De Jong et al., 1982; Amdam et al., 2004). Roztoči *Varroa* mohou navíc vyvolávat imunopresi u larev, a tudíž je větší pravděpodobnost aktivace latentních stádií jiných virových infekcí (Yang a Cox-Foster, 2007). Doposud bylo pozorováno asi 18 různých virů napadajících včely a kleštík včelí slouží pro mnoho z nich jako jejich vektor (Chen a Siede, 2007). Prokázáno to bylo kupříkladu u kashmir bee virus (KBV), viru akutní paralýzy včel (ABPV) nebo u známého viru deformovaných křídel (DWV) (Boeckingand a Genersch, 2008). První rozšiřování včely východní směřovalo z Japonska do Paraguaye (1971), Brazílie (1972) a dále pak do Severní Ameriky v roce 1987 (De Jong et al., 1982; De Guzman et al., 1997). Z východní části Ruska, kde je výskyt včely původní, se díky Transsibiřské magistrále urychlil přenos na západ, odkud se roztoč dostal do Bulharska (1972) a později do Německa (1977) (Griffiths a Bowman, 1981). Austrálie je jedinou částí světa, kam se roztoč zatím nerozšířil (Navajas, 2010). Nyní je kleštík včelí téměř kosmopolitním parazitem a zároveň je považován za jednu z největších hrozeb pro včelstva *A. mellifera*.

Podobným způsobem se rozšířily mimo původní areál výskytu i další nemoci včel jako je askosferóza neboli zvápenatění včelího plodu (chalkbrood), mor včelího plodu způsobený bakterií *Paenibacillus larvae*, popřípadě nose móza, jejímž původcem je hmyzomorka včelí (*Nosema apis* Zander, 1909) (Goulson, 2008). Kromě domestikovaných druhů včel však mohou coby vektory patogenů fungovat i čmeláci. Donovan (1980) referuje o čmelácích, kteří byli introdukováni na Nový Zéland především kvůli zajištění opylení (rovněž nepůvodních) píce. Tito čmeláci jsou hostiteli evropských druhů parazitických hlístic a roztočů, zavlečených spolu s čmeláky z původní domoviny – Velké Británie.

V Severní Americe došlo k zavlečení nepůvodního kmene parazita *N. bombi* (Fantham a Porter, 1914) prostřednictvím dovozu komerčně chovaných čmeláků. Tento kmen se zřejmě podílí na drastickém poklesu hned několika druhů čmeláků, i když zatím

neexistují zcela přesvědčivé důkazy (Cameron et al., 2011; Meeus et al., 2011). V USA se komerčně chovají kolonie *B. impatiens* (Cresson, 1863) a *B. occidentalis* (Greene, 1858) pro opylování skleníkových plodin, nejčastěji rajčat (Whittington a Winston, 2004) nebo paprik (Shipp et al., 1994). Bylo zjištěno, že tyto kolonie mají vyšší prevalenci výskytu parazitů jako je prvok *Crithidia bombi* (Léger, 1902) nebo mikrosporidie *N. bombi* oproti divokým populacím (Colla et al., 2006). Problém pak spočívá v tom, že velká část komerčních populací čmeláků vyhledává potravu i mimo skleníky a je zde vysoká pravděpodobnost interakce mezi komerčně chovanými čmeláky a těmi z volné přírody. Důkazem budiž kanadská studie, jejíž autoři zjistili u chovaných dělnic vracejících se do hnízda až 73 % pylových zrn pocházejících z květín, jež nebyly pěstovány ve sklenících (Whittington et al., 2004). V okolí takových skleníků byla doložena průkazně vyšší promořenost populací volně žijících čmeláků výše zmiňovanými parazity *C. bombi* a *N. bombi*. Kombinace pozorování v terénu a interaktivní modelace naznačují, že se infekce *C. bombi* šíří od skleníků do okolí průměrnou rychlostí 2 km za týden (Otterstatter a Thomson, 2008).

V Jižní Americe (Chile), kam byl povolen dovoz *B. terrestris*, vedlo rozšíření zavlečeného patogena *C. bombi* k rychlému vyhynutí původního druhu *B. dahlbomii* (Guérin-Méneville, 1835) (Schmid-Hempel et al., 2013). Nicméně, stále existuje jen málo studií, které adekvátně mapují škody způsobené introdukcí nepůvodních druhů. Předpokládá se, že známe pouze špičku ledovce, proto je zapotřebí dalšího bádání a prohloubení znalostí této problematiky.

Šíření patogenů mezi naivní populace však není jediný důsledek introdukce nových druhů. Objevují se zprávy o kompetiční dominanci uměle rozšířených populací *B. terrestris dalmatinus*, popřípadě *A. mellifera* vůči nativním druhům. Severní Amerika jako jediná obchoduje pouze s hnízdy *B. impatiens* a neimportují se tam žádní evropsí čmeláci. Celosvětově však probíhá obchod s *B. t. dalmatinus*, poddruhem čmeláka zemního původem z východní Evropy (Goulson, 2008). S šířením tohoto taxonu je spojován značný úbytek početnosti druhu *B. hypokrita* v Japonsku v devadesátých letech (Matsumura et al., 2004; Inoue et al., 2008). Přestože tento závěr jedna ze zpracovaných studií nepotvrdila (Nagamitsu et al., 2006), další přesvědčivě dokládá, že *B. hypokrita* nedokázal konkurovat *B. t. dalmatinus* při nalézání (resp. obsazování) podzemních dutin, vhodných k založení hnízd (Inari et al., 2005; Inoue et al., 2008).

Podobně ve Velké Británii a Irsku je komerčním poddruhem *B. t. dalmatinus* ohrožen původní endemický poddruh *B. terrestris audax*. Kolonie *B. t. dalmatinus* byly

do Spojeného království poprvé přivezeny roku 1989. Z výzkumu Ingse et al. (2006) vyplývá, že *B. t. dalmatinus* má větší i početnější dělnice, které dokážou lépe exploatovat zdroje, než dělnice *B. t. audax*. Za jednotku času totiž přinášejí do hnízda více pylu a při velmi podobné potravní nice obou poddruhů jsou kompetičně zdatnější. Rozdíl ale tvoří délka ochlupení, které je kratší u nepůvodního poddruhu (Peat et al., 2005), což může znamenat nevýhodu pro *B. t. audax* na jihu (Goulson, 2008; Owen et al., 2016). Na severní chladnější části by naopak pravděpodobně došlo k vytlačování konkurenčně slabšího *B. t. audax* (Owen et al., 2016).

Existuje také evidence, že v místech vysoké početnosti úlů *A. mellifera* mohou být vytlačováni volně žijící čmeláci z jejich preferovaných rostlin (Forup a Memmott, 2005; Walther-Hellwig, 2006). Následkem je pak například redukce velikosti čmeláčích dělnic (Goulson et al., 2008). Thomson (2006) v tříleté studii zjistil konzistentní úbytek čmeláčích královen v hnízdech, kterým konkurovala včela medonosná. Z předchozího textu tedy vyplývá, že *A. mellifera* a *B. terrestris* jsou velmi zdatnými konkurenty po celém světě. Jako generalisté jsou schopni se nasytit i v dnešní uniformní krajině. *A. mellifera* navštíví stovky různých druhů rostlin v jakémkoli regionu (Pellet, 1976; Wills et al., 1990; Roubik, 1991). Oba druhy mají dlouhou letovou sezónu, dokážou vyhledávat potravu relativně daleko od kolonie, a proto nejsou tolik postiženy fragmentací krajiny. *B. terrestris* navíc disponuje krátkým jazykem a to se, jak již bylo výše popsáno, jeví jako výhodný znak (Dupont et al., 2011).

Na rozdíl od některých dalších vlivů člověka na životní prostředí, se důsledky introdukce druhů na nová místa těžko napravují (Oldroyd, 1998). Je velmi těžké předvídat konkurenční schopnosti druhů a odhadnout dlouhodobý efekt nového druhu na nativní společenstvo. Z těchto důvodů by bylo zodpovědné pokusit se nešířit další druhy na místa, kde nemůžeme předpokládat, jaký budou mít vliv.

4.4. Kombinace stresorů

Ze základního přehledu výše uvedených stresorů, které více či méně zapříčiňují globální poklesy abundancí až vymírání opylovačů, lze jen stěží vybrat ten hlavní, nejvíce škodlivý faktor. Na lokální úrovni to v určitých případech jistě lze, ale odpověď na celosvětový úbytek je mnohem komplexnější. Pravděpodobně se jedná o interakci a synergii faktorů v různých kombinacích, které se pochopitelně liší v čase a prostoru (Goulson et al., 2015). Obecně platí, že kombinovaný účinek více stresorů bude

škodlivější, než izolované působení jednoho z nich (Sih et al., 2004; Coors et al., 2008), ale vždy do určité míry. Jestliže je kolonie například závažně zasažena přemnoženým patogenem, příčina úhynu je zřejmá.

Existují však situace, kdy má stresor subletální účinek a kolonie není nutně odkázána k zániku pouze jeho zaviněním. Ale v kombinaci s jiným negativním faktorem už může být synergický účinek letální (Goulson et al., 2015). Kupříkladu, z kapitoly o vlivu zemědělství je zřejmé, že včely jsou chronicky vystavovány směsici pesticidů, hnojiv a jiných chemikálií. Trojice studií (Pilling a Jepson, 1993; Schmuck et al., 2003; Iwasa et al., 2004) se zaměřila na synergický účinek mezi EBI fungicidy (inhibitory ergosterol-biosyntézy) a neonikotinoidy či pyrethroidy na *A. mellifera*. Fungicid EBI má sám o sobě velmi malou toxicitu, ale v kombinaci se jmenovanými insekticidy se jeho toxicita může až 1000krát zvýšit. Některé směsi neonikotinoidů zvyšují účinnost i piperonylbutoxidu, který izolovaně nemá pesticidní účinky (Iwasa et al., 2004). Výsledky těchto a podobných studií (Decourtye et al., 2004; Williamson a Wright, 2013) naznačují, že mnohdy nestačí zkoumat účinky jednoho přípravku izolovaně, protože mobilní opylovači jsou ve skutečnosti vystaveni celé škále chemických látek najednou. Je tedy vhodné dále prohlubovat znalosti o interakcích běžně používaných chemických přípravků.

Také spolupůsobení pesticidů a patogenů bylo předmětem mnoha studií na včelách (např. Alaux et al., 2010; Vidau et al., 2011; Aufauvre et al., 2012; Pettis et al., 2012; Wu et al., 2012; Doublet et al., 2014;) nebo čmelácích (Baron et al., 2014; Fauser-Misslin et al., 2014). Pettis et al. (2012) ve svém výzkumu rozdělili kolonie *A. mellifera* do tří skupin. Jedna skupina byla krmena potravou s vyšší dávkou pesticidu imidaklopridu, druhá dostávala potravu s nižším obsahem stejné látky a třetí, kontrolní skupina, nedostávala imidakloprid vůbec. Zároveň však všechny včely přijímaly cukerný roztok s jedním milionem spor *Nosemy*. Výsledky ukázaly, že expozice imidaklopridu v potravě vedla ke zvýšené hladině střevního patogenu, některé kolonie ztratily královnu a snížil se počet nových dělnic. Naproti tomu kontrolní skupina byla zdravá a vykazovala nízkou zamořenost parazitem. Existují důkazy, které naznačují, že pesticidy narušují imunitní systém hmyzu, což by zmíněné výsledky studie vysvětlovalo (James a Xu, 2012; Nazi et al., 2012). K podobným závěrům dospěl i Di Prisco et al. (2013), který pozoroval interakci dvou neonikotinoidů – klothianidinu a imidaklopridu s virovým onemocněním DWV. Tyto látky u včel vedly k imunosupresi, a tudíž byla replikace viru mnohem snazší. Za zmínku nepochybně stojí, že včely byly ve výše uvedené studii v laboratorních

podmínkách vystaveny mnohem menší koncentraci pesticidů, než s jakou se mohou setkat ve volné přírodě.

Interakce mezi stresory ale samozřejmě není omezena výhradně na parazity a pesticidy. Kupříkladu nutriční stres hraje významnou roli v situaci, kdy se jedinci setkají s parazitem (Goulson et al., 2015). *Crithidia bombi* ve studii Browna et al. (2000) způsobovala smrt v 50 % případů čmeláků vystavených hladovění, zatímco u čmeláků v příznivých podmínkách smrt nenastala u žádného z jedinců. Pro správné fungování imunitního systému potřebuje organismus dostatek energie (Tyler et al., 2006) a v případě stresoru jako je hladovění jednoduše nemá z čeho čerpat a časem podlehne (Moret a Schmid-Hempel, 2000). V opačném případě, když se v místě hnízda nachází dostatek potravy, ale kolonie je infikována parazitem, jedinci přijímají více potravy a pokud na okolní vegetaci byly použity pesticidy, může to opět vést k imunosupresi a následnému úhynu (Goulson et al., 2015).

Stručně řečeno, stresory zpravidla nepůsobí izolovaně. Opylovači musejí během roku čelit řadě okolností, které snižují jejich fitness a tím i schopnost vyrovnat se s ostatními faktory ohrožujícími populaci. Kolonie, která podlehla patogenu, nemusela nutně zaniknout, pokud by nebyla vystavená subletální dávce neonicotinoidů a/nebo nečelila hladovění, které mohlo být důsledkem sucha nebo silných dešťů způsobených klimatickou změnou a/nebo nebyly v okolí početná hnízda introdukovaného a kompetičně silnějšího druhu (Goulson et al., 2015). Chránit biodiverzitu krajiny a opylovače coby představitele klíčové ekosystémové služby je pro lidstvo zásadním cílem. Vzhledem k tomu, že je tato problematika tak komplexní, je mnohdy zapotřebí rozsáhlých systémových změn. Ovšem z řady studií a pozorování vyplývá, že ne vždy je cesta ke zdravé a početné populaci opylovačů nákladná a složitá (viz níže).

4.5. Návrh opatření pro podporu opylovačů

Jak bylo řečeno výše, významný problém pro opylovače představuje fragmentace krajiny (Jennersten, 1988; Collinge, 1996). Přírodních habitatů pro hnízdění a sběr potravy ubývá, čímž se zvětšuje jejich vzájemná odlehlost. Vhodným řešením může být vysetí konkrétního mixu divokých bylin preferovaných opylovači, například podél významných komunikací (viz dálnice a silnice I. třídy mají nejširší okraje) a na jiných nevyužívaných plochách. Tyto plošky následně mohou působit jako biokoridory či nášlapné kameny („stepping stones“), čímž se zvýší kontinuita krajiny pro opylovače.

Složení takové směsi semen by mělo pokrýt různé potravní preference více druhů opylovačů a taky zaručovat nepřetržitou potravní dostupnost (návazné kvetení použitých druhů rostlin) od jara do podzimu (například jetel, *Trifolium* spp.) pro královny a dělnice, bodlák, *Carduus* spp. a pcháč, *Cirsium* spp. pro trubce, dále ostropestřec, *Silybum* spp. či chrpa, *Centaurea* spp.) (Rollin et al., 2020). Opatření by mohlo výrazně pomoci skupině méně mobilních druhů čmeláků, kteří se vzdalují od hnízda jen pár set metrů (např. *B. pascuorum*, *B. sylvarum*, *B. humilis*, *B. ruderarius*) (Bommarco et al., 2011; Rollin et al., 2020). Kolonie těchto druhů potřebují, aby v rádiu okolo 500 m bylo po celý jejich životní cyklus dostatečné množství rozkvetlých rostlin, čehož se jim v naší krajině téměř nedostává.

Po zvážení abiotických faktorů stanoviště, sklonu svahu, typu půdy a dalších atributů, se zdají být jedním z vhodných míst na výsev směsi pro opylovače okraje silnic a dálnic. Mnoho prací (Munguira a Thomas, 1992; Noordijk et al., 2009; Hopwood et al., 2015; Phillips et al., 2019; Grobler a Campbell, 2020) potvrdilo přínos silničních okrajů pro opylovače a co víc, mnohdy se na těchto stanovištích mohou vyskytovat poměrně vzácné druhy (Heneberg et al., 2017). Ve Velké Británii Way (1977) našel 8 ze 17 tamních druhů čmeláků hnízdit na okrajích silnic a Schaffers (2012) zaznamenal i přezimování pestřenek a samotářských včel. Tudiž kromě zlepšení krajinné konektivity a nabídky potravních zdrojů se jeví tyto lokality vhodné i k hnízdění.

Tým českých biologů vypracoval metodiku technologického řešení vegetačních úprav pozemků v okolí silnic a dálnic. Sestavili vhodnou směs živných a nektarodárných bylin na podporu bezobratlých. Výsledkem je směs rostlin, které jsou schopny danou lokalitu osídlit a udržet se na ní, jsou cenově dostupné a respektují regionalitu. V *Základní směsi*, kterou tvoří semena rostlin vhodných pro celou Českou republiku, jsou trávy – např. bojínek hlíznatý (*Phleum bertolonii* DC), lipnice luční (*Poa pratensis* Linnaeus, 1753) a leguminózy – např. vičenec ligrus (*Onobrychis viciifolia* Scopoli, 1772), tollice srpovitá (*Medicago falcata* Linnaeus). Další čtyři varianty směsi obohacují a rozšiřují základní mix, přičemž každá z nich je vhodná do jiných regionů v ČR. Mezi semeny rostlin jsou byliny jako šalvěj luční (*Salvia pratensis* Linnaeus, 1753) a hajní (*Salvia nemorosa* Linnaeus, 1762), čekanka obecná (*Cichorium intybus* Linnaeus, 1753), dobromysl obecná (*Origanum vulgare* Linnaeus, 1753), oman vrboolistý (*Inula salicina* Linnaeus, 1753), krvavec menší (*Sanguisorba minor* Scopoli, 1771), mrkev obecná (*Daucus carota* Linnaeus, 1753) nebo chrpa latnatá (*Centaurea stoebe* Linnaeus, 1753) (Mládková, 2016). Tyto osevnické směsi pro podporu opylovačů lze využít na svazích a

náspech nově vznikajících výstavbou silničních úseků. Existující okraje cest jsou však zhusta zatrávněny druhově chudými jetelotravními směsmi, které nelze jen tak strhnout a nahradit je výše zmíněnými rostlinami, a to především vzhledem k hrozbě značné eroze takto „ošetřených“ svahů. Zajímavým alternativním řešením se jeví osetí existujících vhodných ploch kokrhel, českému výzkumnému týmu se osvědčil konkrétně kokrhel luštinec (*Rhinanthus alectorolophus* Scopoli). Svými haustorií skrz kořenové cévní svazky hostitelských trav vysává z hostitele vodu s rozpuštěnými minerály a výrazně jej oslabuje až eliminuje. Takto vznikají menší plošky bez vegetace a tím i prostor pro konkurenčně méně zdatné dvouděložné byliny, poskytující potravu opylovačům (Kuras et al., 2017). Navíc výhradními opylovači kokrhelu jsou čmeláci, jejichž početnost se na ploškách s poloparazitem výrazně zvýšila (Mládek, 2017). Kokrhel s sebou nese v případě silničních okrajů i potenciál další výhody, a to ekonomické. Původně bujná vegetace, tvořená především produktivními druhy trav se přemění na nižší porost s větším zastoupením bylin, jež je možno sekat jen jednou ročně. To sice není výhodou v případě produkce sena, ale na silničních okrajích, které je běžně nutno sekat dvakrát až třikrát do roka kvůli bezpečnosti, tento fakt „hraje do karet“ jak opylovačům, tak údržbě pozemků (Kuras et al., 2017). Je totiž známo, že frekventované seče opylovačům neprospívají (Kells et al., 2001; Holland et al., 2015). Nabízejí se tedy dvě možnosti. Největší rostlinné diverzity, a tedy i dostatku potravy pro opylovače, dosahovala stanoviště, která se sekala brzy z jara a na sklonku léta (Parr a Way, 1988; Forman et al., 2003; Noordijk et al., 2009). Jiní autoři argumentují, že dvě seče nejsou tak efektivní jako jedna na konci nebo na začátku sezony (Johst et al., 2006; Valtonen et al., 2007). Ačkoliv se výsledky plně neshodují, obě varianty představují efektivní způsob, jak zabránit nechtěnému uchycení dřevin z náletu a zarůstání ploch keři a stromy a zároveň co nejmenšímu negativnímu ovlivnění přítomných opylovačů.

Podobně jako je tomu v případě silničních a dálničních okrajů, i v zemědělské krajině jsou okrajové biotopy klíčové (Marshall a Moonen, 2002). Přestože se i v planě rostoucích rostlinách nachází rezidua chemizace (Feltham et al., 2014), jsou důležitým zdrojem potravy pro mnohé opylovače (Kleijn et al., 2001; Chaudron et al., 2020). Při omezení sečí na jednu až dvě do roka a jejich vhodném načasování (mimo hlavní sezonu), mohou poskytovat důležité zdroje potravy pro bezobratlé (Feber et al., 1996; Asteraki et al., 2004). Konkrétně pro čmeláky je okraj polí atraktivní především v případě, že je kolonizován ruderalními nektarodárnými druhy raně sukcesních, tj. opakovaně narušovaných stanovišť, jako jsou kupřříkladu pcháče (*Cirsium* spp.), hadinec obecný

(*Echium vulgare* Linnaeus, 1753), svlačec rolní (*Convolvulus arvensis* Linnaeus, 1753) či mák vlčí (*Papaver rhoeas* Linnaeus, 1753), které ale znamenají agronomické problémy. Alternativou je do vegetace příliš nezasahovat a počkat, až plochu v průběhu let kolonizují trvalky. Nutnou podmínkou ovšem je jejich přítomnost v blízkém okolí, umožňující dostatečnou disperzi semen. Reálnější scénář při vynechání seče, byť jen po jedinou sezónu, a to zejména v uniformních zemědělských oblastech, je ale spíše invaze pionýrských keřů jako je šípek (*Rosa canina* Linnaeus, 1753) nebo hloh (*Crataegus* spp.), jejichž semena jsou na delší vzdálenosti přenášena ptáky. Proto se mnohé studie (Parr a Way, 1988; Smith et al., 1999; Snoo, 1999; Valtonen et al., 2006; Chaudron et al., 2016) zaměřily na návrh vhodného typu managementu okrajů polí. Uvedené práce se v podstatě shodují na tom, že druhové diverzité rostlin prospívá posunutí letní seče na pozdní srpen nebo září. Chaudron et al. (2016) přitom nepozorovali žádný rozdíl v šíření nežádoucích plevelů na ornou půdu v důsledku posunutí seče oproti běžnému režimu. Vzhledem k vysoké meziroční variabilitě produkce a šíření semen (Coffin a Lauenroth, 1989; Kelly, 1989) jsou však nutné i další studie založené na více replikacích, aby se potvrdilo, že pozdní sečení nezvyšuje tlak plevelu na polích.

Kromě okrajů polí je třeba se zaměřit i na pole samotná. Schweitzer et al. (2012) formulovali několik základních doporučení tzv. „dobré praxe“ pro zemědělce, která mají za cíl zlepšit podmínky pro opylovače (čmeláky) během sezony. Jde především o zajištění vhodných míst k založení hnízd a dostatku potravy v průběhu letové periody čmeláků. Autoři studie doporučují se vyvarovat stříkání kvetoucích plodin pesticidy, a pokud je to nezbytně nutné, vyvarovat se aplikace pesticidů v podmínkách, které podporují rychlý rozptyl aerosolu do okolí. Dále navrhuje, s cílem zajistit stanoviště pro hnízdění a přezimování, ponechat část pozemku nezoranou se shluky travních drnů, popřípadě zvážit poskytnutí umělých hnízd. Pokud je to možné, pozemek by měl být oséván až po zániku hnízd a zazimování nových královen (tj. konec září, přelom září/října). V případě sečení v létě je potřeba myslet na to, aby v okolí byl vždy nějaký zdroj potravy, proto se doporučuje nesekat celé rozsáhlé půdní bloky najednou.

Samotný koncept zemědělství má samozřejmě významný vliv na krajinu v okolí. Diverzita bezobratlých navštěvujících květy rostlin je několikrát vyšší na polích ekologického zemědělství než na těch s konvenčním systémem. Tento rozdíl je způsoben absencí masivní aplikace agrochemických látek na ekologicky obhospodařovaném poli (Holzschuh et al., 2007; Kennedy et al., 2013). Herbicidy totiž redukuje pokryvnost rostlin i jejich diverzitu v blízkém okolí ploch konvenčního zemědělství (Roschewitz et al.,

2005). Koupě bioproduktů od lokálních zemědělců a finanční motivace uvnitř státu či od nadnárodních organizací může vést k výrazné podpoře a rozšiřování ekologicky šetrného zemědělství.

Nedostatek květinových zdrojů v intenzivně zemědělsky obdělávané krajině mohou částečně suplovat tzv. „nektarodárné biopásy“. Agroenvironmentálně-klimatická opatření v rámci Programu rozvoje venkova pod záštitou Evropské unie umožňují zemědělcům čerpat z dotačního systému prostředky na tvorbu takovýchto biopásů. Zahraňiční studie ukázaly, že díky zavedení nektarodárného prvku na pole vzrostl počet dělnic ve čmeláčím hnízdě (Pywell et al., 2007; Klatt et al., 2020) a z pestrého zdroje potravy těží i ostatní opylovači (Haaland et al., 2011). Jedná se o jednoleté, dvouleté a tříleté varianty směsí, ve kterých je například hořčice setá (*Sinapis alba* Linnaeus, 1753), pohanka obecná (*Fagopyrum esculentum* Moench, 1794), slunečnice roční (*Helianthus annuus* Linnaeus, 1753) nebo proso seté (*Panicum miliaceum* Linnaeus, 1753). Biopásy jsou sečeny jednou ročně a díky bezzásahovosti od podzimu do konce března poskytují bezpečné útočiště hnízdícím bezobratlým (Vejvodová, 2016).

Také typ urbanizovaného území a míra zastavěnosti mohou ovlivňovat výskyt a abundanci druhů opylovačů. Kupříkladu kvetoucí zahrady mohou zajistit přísun potravy pro mnohé z opylovačů (Ahrné et al., 2009; Gillian et al., 2012), ale je to okolní kontext, tedy typ městské zástavby a charakter okolí, jenž určuje spektrum druhů, které se budou na místě vyskytovat (Ahrné et al., 2009). Četné studie dokládají vysoce negativní efekt rozsáhlé zástavby se zpevněným povrchem, jako je beton či asfalt (např. McIntyre a Hostetler, 2001; Tommasi et al., 2004; Matteson et al., 2008). Jiné práce poukazují na vyšší abundanci čmeláků v městských parcích v porovnání s blízkou přírodou (McFrederick a Le Buhn, 2006), stejně tak studie Tommasiho et al. (2004) konstatuje vyšší abundanci včel na rostlinách v komunitních zahradách bohatých na květiny oproti volné přírodě. Ahrné et al. (2009) dokonce zaznamenali vyšší počet druhů čmeláků s dlouhým sosákem v obydlených oblastech Stockholmu než na nedalekém přirozeném stanovišti. Urbanizované oblasti tedy mohou být alternativou přírodních biotopů pro opylovače za předpokladu, že splňují již zmíněné atributy – konektivitu krajiny, dostupnost hnízdních i potravních ploch s pestrou nabídkou kvetoucích rostlin (McFrederick a Le Buhn, 2006; Osborne et al., 2008).

Z výše uvedeného je zřejmé, že zahrady mohou plnit nejen okrasnou a užitkovou funkci, ale zároveň mohou být pestrým potravním zdrojem pro mnoho zástupců hmyzu včetně opylovačů. Pokud se zahrádkář rozhodne opylovače aktivně podpořit, je důležité,

aby se při výsadbě opět použila pestrá škála bylin, které budou kvést postupně od brzkého jara do podzimu. Nejenže taková směs téměř celoročním kvetením potěší každého majitele zahrady, ale především tím poskytne opylovačům dostatek potravy napříč celou sezonou.

Kolektiv autorek z Výzkumného ústavu rostlinné výroby vytvořil na experimentálních lokalitách v Olomouci certifikovanou metodiku na podporu čmeláků cílenou zejména pro malopěstitele a zahrádkáře. Zahrádkáři se zde dočtou o pestrém spektru keřů, stromů a bylin, které představují významný pramen nektaru a pylu pro bezobratlé, ale zároveň se jedná o vzhledné rostliny, které navíc mohou přinést užitek i lidem. Zmiňované jsou například lísky (*Corylus* spp.), ovocné stromy, ostružiníky (*Robus*), růže (*Rosa*), levandule (*Lavandula*), pažitka (*Allium schoenoprasum* Linnaeus, 1753), česnek (*Allium* spp.) nebo cibule (*Allium cepa* Linnaeus, 1753) a saturejka horská (*Satureja Montana* Linnaeus, 1753) (Smékalová et al., 2018). Na takovou zahradu nebo do její blízkosti lze umístit improvizovaná, podomácku vyrobená hnízda a z místa, které je relaxační pro člověka, může rázem být velmi příznivé místo pro život mnoha opylovačů.

Podobná opatření lze realizovat v městských částech, kde se navíc nabízí možnost výsadby stromů. V parcích, v okolí parkovišť, na hřbitovech a jiných veřejných prostranstvích prospěje javor mlč (*Acer platanoides* Linnaeus, 1753) a klen (*Acer pseudoplatanus* Linnaeus, 1753), jilm (*Ulmus*) či olše lepkavá (*Alnus glutinosa* Gaertner, 1790). V průběhu léta jsou hojně navštěvovány lípy (Smékalová et al., 2018). V posledních letech se staly populární tzv. „hmyzí louky“. Kupříkladu ve Smetanových sadech v Olomouci vznikla dvě menší stanoviště, na která byla vyseta směs složená z desítek různých květin (trávy, byliny a letničky). Tento management přinese prvek rozkvetlých luk do druhově chudého, nízkou sečí obhospodařovaného okolí (trávníky). Podobná „louka“ vznikla také na pozemku za budovou Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci a v univerzitním kampusu v Českých Budějovicích se nachází takových ploch hned několik. K trendu se přidávají i soukromí majitelé pozemků nebo firem, a tak na moderních budovách, především v zahraničí, rostou „zelené střechy“. Zdá se, že se na opylovače v posledních letech již tolik nezapomíná a je zde tendence, byť zatím malými, ale správnými kroky přispívat k jejich podpoře v obydlených oblastech.

Závěrečným a možná nejdůležitějším bodem této dílčí kapitoly, pojednávající o možnostech podpory opylovačů je šíření povědomí mezi veřejností – osvěta. Vzdělávání

zemědělců, majitelů pozemků, zahrádkářů, politiků a široké veřejnosti o klíčové úloze opylovačů je nezbytným krokem zachovávající druhovou bohatost, byť se jedná o „běh na dlouhou trať“. V tomto ohledu lze podle mého názoru dosáhnout úspěchu především skrze efektivnější využívání financí prostřednictvím různých dotačních nástrojů. Finanční motivace zemědělců je tedy jedna z nejslibnějších cest, jak se přiblížit kýženým změnám struktury agrární krajiny v podobě přítomnosti dostatečných zdrojů potravy i míst k hnízdění či přezimování pro opylovače. Také v urbanizovaných oblastech je hned několik možností podpory. V rámci Místní agendy 21, v pilíři „*Udržitelného města*“, lze zařazovat konkrétní cíle jako například zasetí divoké zeleně, pořádání workshopů na výrobu umělých hnízd pro čmeláky nebo vytvoření tzv. hmyzích hotelů.

Na obecní úrovni lze komunikací se zastupiteli dosáhnout alespoň částečného odkladu seče ploch veřejné zeleně, popřípadě místně dohodnout redukci sečení na pouze jednu seč v sezóně. Populárně-naučnou formou je možno informovat zahrádkáře o rostlinách, které splní okrasnou funkci, ale zároveň bude díky nim zahrada sloužit po celý rok jako zdroj pylu a nektaru. Nástrojů na zlepšení situace tedy existuje nemálo. Mnohdy se jedná jen o lokální změnu managementu (údržby zeleně), ale i malé změny mohou mít pozitivní vliv na velké území. Čmeláky pro svůj sympatický vzhled a včely produkující lidstvem oblíbený med lze využít jako deštníkové druhy pro šíření osvěty a účinnější komunikaci s širokou veřejností, která může být zásadní hybnou silou celé problematiky.

5. Závěr

V posledních dekádách lidstvo zaznamenává rapidní úbytek hmyzu. Bezobratlí, zejména blanokřídlí, se podílejí na opylování divokých rostlin ale i plodin, na kterých je lidstvo závislé. Očekává se, že ztráta diverzity a hojnosti opylovačů povede ke kaskádovitému šíření odezvy v ostatních úrovních potravního řetězce a k ohrožení funkčnosti ekosystémových služeb. Oblíbenou, vcelku probádanou a velmi důležitou skupinou opylovačů jsou čmeláci. Několik druhů během padesáti let již regionálně vyhynulo a tyto ztráty jsou často vysvětlovány působením kombinací ohrožujících faktorů.

S růstem lidské populace vzrůstá i poptávka po zemědělských plodinách. Místo různorodých luk, pastvin a mokřadů dnes v krajině převládají především rozsáhlé bloky orné půdy poseté jednou plodinou. S polopřirozenými stanovišti vymizela i heterogenita prostředí a jeho kontinuita. Situaci podtrhuje používání toxických pesticidů, které více či méně opylovače ohrožují. Celosvětově se obchoduje zejména se čmelákem zemním i v místech, kde není původním druhem a stává se velmi zdatným mezidruhovým konkurentem. S tím souvisí zavlečení nových parazitů, kteří mohou napadnout autochtonní populace, jež nejsou adaptovány. Zemědělství je proto právem považováno za jeden z hlavních negativně působících vlivů na biodiverzitu. Do budoucna se předpokládá, že v případě narůstající průměrné teploty Země se i klimatická změna stane jedním z nejvýznamnějších faktorů ohrožení existující biologické rozmanitosti.

Tato přehledová studie ukázala, že známe stěžejní hnací motory celosvětového úbytku hmyzu, ale zároveň upozornila na mezery v lidském jednání, které má za důsledek ztráty druhů. Je zapotřebí přijmout opatření ve prospěch všech zúčastněných stran.

6. Seznam použité literatury

Abu-Asab, M.S., Peterson, P.M., Shetler, S.G. & Orli, S.S. (2001). Earlier plant flowering in spring as a response to global warming in the Washington, DC, area. *Biodiversity and Conservation* 10, 597–612.

Ahrné, K., Bengtsson, J., Elmqvist, T. (2009). Bumble bees (*Bombus* spp) along a gradient of increasing urbanization. *Public Library of Science* 4 (5), e5574.

Alaux, C., Brunet, J.L., Dussaubat, C., Mondet, F., Tchamitchan, S., Cousin, M., Brillard, J., Baldy, A., Belzunces, L.P., Le Conte, Y. (2010). Interactions between *Nosema* microspores and a neonicotinoid weaken honeybees (*Apis mellifera*). *Environmental Microbiology* 12, 774–782.

Amdam, G.V., Hartfelder, K., Norberg, K., Hagen, A., Omholt, S.W. (2004). Altered physiology in worker honey bees (Hymenoptera: Apidae) infested with the mite *Varroa destructor* (Acari: Varroidae): a factor in colony loss during over wintering? *Journal of Economic Entomology* 97 (3), 741–747.

Asteraki, E.J., Hart, B.J., Ings, T.C., Manley, W.J. (2004). Factors influencing the plant and invertebrate diversity of arable field margins. *Agriculture Ecosystems and Environment* 102, 219–231.

Aufauvre, J., Biron, D.G., Vidau, C., Fontbonne, R., Roudel, M., Diogon, M., Viguès, B., Belzunces, L.P., Delbac, F., Blot, N. (2012). Parasite-insecticide interactions: A case study of *Nosema ceranae* and fipronil synergy on honeybee. *Scientific Reports* 2, 326.

Baal, T., Denker, B., Mühlen, W., Riedel, V., Surholt, B. (1999). Zusammensetzung der zucker im körper von hummeln, die lindenblüten besuchen. *Arbeitsgemeinschaft Inst Für Bienenforsch*, 323–389.

Baal, T., Denker, B., Mühlen, W., Surholt, B. (1994). Die Ursachen des Massensterbens von Hummeln unter spätblühenden Linden. *Natur und Landschaft* 69, 412–418.

Bäckman, J.C., Tiainen, J. (2002). Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebee (Hymenoptera: *Bombus* and *Psithyrus*). *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89, 53–68.

Baron, G.L., Raine, N.E., Brown, M.J.F. (2014). Impact of chronic exposure to a pyrethroid pesticide on bumblebees and interactions with a trypanosome parasite. *Journal of Applied Ecology* 51, 460–469.

- Bartomeus, I., Park, M.G., Gibbs, J., Danforth, B.N., Lakso, A.N., Winfree, R. (2013). Biodiversity ensures plant-pollinator phenological synchrony against climate change. *Ecology Letters* 16, 1331–1338.
- Bawa, K.S. (1990). Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 399–422.
- Baxter-Gilbert, J.H., Riley, J.L., Neufeld, C.J.H., Litzgus, J.D., Lesbarreres, D. (2015). Road mortality potentially responsible for billions of pollinating insect deaths annually. *Journal of Insect Conservation* 19, 1029–1035.
- Beaman, R.S., Decker, P.J., Beaman, J.H. (1988). Pollination of *Rafflesia*. *American Journal of Botany* 75 (8), 1148–1162.
- Benachour, K. (2017). Insect visitors of lavender (*Lavandula officinalis* L.): Comparison of quantitative and qualitative interactions of the plant with its main pollinators. *African Entomology* 25 (2), 435–444.
- Beneš, J., Konvička, M., Dvořák, J., Fric, Z., Havelda, Z., Pavlíčko, A., Vrabc, V., Weidenhoffer, Z. (2002). Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I, II. Praha: SOM. 857 pp.
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D. (2003). Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *TREE* 18 (4), 182–188.
- Bibby, H. (2018). Bumblebees and the importance of pollination. SRUC Technical note. 6 pp.
- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P.M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J., Kunin, W.E. (2006). Parallel decline in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351–354.
- Black, S.H., Vaughan, M. (2013). Pesticide causes largest mass bumble bee death on record. Portland: The Xerces Society for Invertebrate Conservation.
- Boecking, O., Genersch, E. (2008). Varroosis – the ongoing crisis in bee keeping. *Journal of Consumer Protection and Food Safety* 3 (2), 221–228.
- Bogusch, P. (2007). Drvodělky a jejich výsadky na sever. *Živa* 6, 269–270.
- Bommarco, R., Lundin, O., Smith, H.G., Rundlöf, M. (2011). Drastic historic shifts in bumble-bee community composition in Sweden. *Proceedings of the Royal Society* 279, 309–315.

Boucher, D.H., James, S., Keeler, K.H. (1982). The Ecology of mutualism. *Annual review of Ecology and Systematics* 13, 315–347.

Bradley, N.L., Leopold, A.C., Ross, J., Huffaker, W. (1999). Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96, 9701–9704.

Bretagnolle, V., Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35, 891–909.

Brooks, D.R., Bajer, J.E., Clark, S.J., Montoth, D.J., Andrews, C., Corbett, S.J., Beaumont, D.A., Chapman, J.W. (2012). Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss of insect biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 49, 1009–1019.

Brown, M.J.F., Loosli, R., Schmid-Hempel, P. (2000). Condition-dependent expression of virulence in a trypanosome infecting bumblebee. *Oikos* 91, 421–427.

Cameron, S.A., Lozier, J.D., Strange, J.P., Koch, J.B., Cordes, N., Solter, L.F., Griswold, T.L. (2011). Patterns of widespread decline in North American bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108, 662–667.

Carvell, C., Meek, W.R., Pywell, R.F., Goulson, D., Nowakowski, M. (2007). Comparing the efficacy of agri-environment schemes to enhance bumble bee abundance and diversity on arable field margins. *Journal of Applied Ecology* 44, 29–40.

Chaudron, C., Chauvel, B., Isselin-Nondedeu, F. (2016). Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 232, 218–226.

Chaudron, C., Perronne, R., Bonnin, P., Rattier, T. (2020). An agro-environmental mowing regime favors the number of inflorescences and flower-visiting insects but not ground beetles of herbaceous boundaries of arable fields. *Basic and Applied Ecology* 48, 1–10.

Chen, Y.P., Siede, R. (2007). Honey bee viruses. *Advances in Virus Research* 70, 33–80.

Čížek, L., Beneš, J., Konvička, M. (2019). Úbytek hmyzu. Špatně zdokumentovaná katastrofa? *Živa* 5, 247–250.

Coffin, D.P., Lauenroth, W.K. (1989). Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland. *American Journal of Botany* 76, 53–58.

- Colla, S.R., Otterstatter, M.C., Gegear, R.J., Thomson, J.D. (2006). Plight of the bumble bee: Pathogen spillover from commercial to wild populations. *Biological Conservation* 129, 461–467.
- Colla, S.R., Packer, L. (2008). Evidence for decline in eastern North American bumblebees (Hymenoptera: Apidae), with special focus on *Bombus affinis* Cresson. *Biodiversity and Conservation* 17, 1379–1391.
- Collinge, S.K. (1996). Ecological consequences of habitat fragmentation: implications for landscape architecture and planning. *Landscape and Urban Planning* 36 (1), 59–77.
- Conrad, K.F., Woiwod, I.P., Parsons, M., Fox, R., Warren, M.S. (2004). Long-term population trends in widespread British moths. *Journal of Insect Conservation* 8, 119–136.
- Coors, A., De Meester, L. (2008). Synergistic, antagonistic and additive effects of multiple stressors: Predation threat, parasitism and pesticide exposure in *Daphnia magna*. *Journal of Applied Ecology* 45, 1820–1828.
- Culley, T.M., Weller, S.G., Sakai A.K. (2002). The evolution of wind pollination in angiosperms. *TRENDS in Ecology and Evolution* 17 (8), 361–369.
- Daily, G. (1997). *Nature's Services*. Washington (DC): Island Press. 412 pp.
- De Guzman, L.I, Rinderer, T.E., Stelzer, J.A. (1997). DNA evidence of the origin of *Varroa jacobsoni* Oudemans in the Americas. *Biochemical Genetics* 35, 327–335.
- De Jong, D., De Jong, P.H., Gonçalves, L.S. (1982). Weight loss and other damage to developing worker honeybees from infestation with *V. jacobsoni*. *Journal of Apicultural Research* 21, 165–216.
- De Jong, D., Morse, R.A., Eickwort, G.C. (1982). Mites pests of honey bees. *Annual Review of Entomology* 27, 229–252.
- de Snoo, G.R. (1999). Unsprayed field margins: effects on environment, biodiversity and agricultural practice. *Landscape and Urban Planning* 46 (1–3), 151–160.
- Decourtye, A., Armengaud, C., Renou, M., Devillers, J., Cluzeau, S., Gauthier, M., Pham-Delègue, M.H. (2004). Imidacloprid impairs memory and brain metabolism in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Pesticide Biochemistry and Physiology* 78, 83–92.
- Denker, B., Baal, T., Mühlen, W., Popp, M., Riedel, V., Surholt, B. (1992). Zuckerspektrum des Nektars spätblühender Linder. *Apidologie* 23, 331–333.

Di Prisco, G., Cavaliere, V., Annoscia, D., Varricchio, P., Caprio, E., Nazzi, F., Gargiulo, G., Pennacchio, F. (2013). Neonicotinoid clothianidin adversely affects insect immunity and promotes replication of a viral pathogen in honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 18466–18471.

Donath, H. (1989). Vergiftung von Insekten durch den Blütenbesuch an fremdländischen Lindenarten in der DDR. *Entomologische Nachrichten Berlin* 33, 111–116.

Donovan, B. J. (1980). Interactions between native and introduced bees in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 3, 104–116.

Doublet, V., Labarussias, M., de Miranda, J.R., Moritz, R.F.A., Paxton, R.J. (2014). Bees under stress: Sublethal doses of a neonicotinoid pesticide and pathogens interact to elevate honey bee mortality across the life cycle. *Environmental Microbiology* 17 (4), 969–983.

Duay, P., de Jong, D., Engels, W. (2002). Decreased flight performance and sperm production in drones of the honey bee (*Apis mellifera*) slightly infested by *Varroa destructor* mites during pupal development. *Genetics Molecular Research* 1, 227–232.

Dupont, Y., Damgaard, C., Simonsen, V., Stout, J. (2011). Quantitative historical change in bumblebee (*Bombus* spp.) Assemblages of red clover fields. *Public Library of Science* 6 (9), e25172.

Dupont, Y.L, Damgaard, C., Simonsen, V. (2011). Quantitative historical change in bumblebee (*Bombus* spp.) assemblages of red clover fields. *Public Library of Science* 6, e25172.

Edwards, M., Jenner, M. (2005). *Field guide to the bumblebee of Great Britain & Ireland*. Ocelli. 108 pp.

Ehrlich, P., Raven, P. (1964). Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution*, 18 (4), 586–608.

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.

Elwes, H.J., Henry, A. (1913). *The trees of Great Britain & Ireland*. Edinburgh, UK: Privately printed.

Ewald, J., Wheatley, C.J., Aebischer, N.J., Moreby, S.J., Duffield, S.J., Crick, H.Q.P., Morecroft, M.B. (2015). Influences of extreme weather, climate, and pesticide use on invertebrates in cereal fields over 42 years. *Global Change Biology* 21, 3931–3950.

- Faegri, K., Van der Pijl, L. (2013). *The Principles of pollination ecology*. Oxford: Pergamon Press. 256 pp.
- Farkač, J., Král, D., Škorpík, M. [eds.] (2005). *Červený seznam ohrožených druhů České republiky*. Bezobratlí. Praha: AOPK ČR. 760 pp.
- Fausser-Misslin, A., Sadd, B.M., Neumann, P., Sandrock, C. (2014). Influence of combined pesticide and parasite exposure on bumblebee colony traits in the laboratory. *Journal of Applied Ecology* 51, 450–459.
- Feber, R.E., Smith, H., Macdonald, D.W. (1996). The effects on butterfly abundance of the management of uncropped edges of arable fields. *Journal of Applied Ecology* 33, 1191–1205.
- Feltham, H., Park, K., Goulson, D. (2014). Field realistic doses of pesticide imidacloprid reduce bumblebee pollen foraging efficiency. *Ecotoxicology* 23, 317–323.
- Fiels, J.P., Belnap, J., Breshears, D.D., Neff, J.C. (2010). The Ecology of dust. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8 (8), 423-430.
- Filiz, E.S., Birbilenciler, I.I., Özyigit, S., Kulac, F.C., Sakinoglu, O. (2015). Assessment of genetic variations of silver lime (*Tilia tomentosa* Moench.) by RAPD markers in urban and forest ecosystems. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*, 29 (4), 631–636.
- Finkeldey, R., Hattemer, H.H. (2007). *Tropical forest genetics*. Berlin: Springer. 316 pp.
- Fitter, A.H., Fitter, R.S.R. (2002). Rapid changes in flowering time in British plants. *Science* 296, 1689–1691.
- Fitzpatrick, Ú., Murray, T.E., Paxton, R.J., Breen, J., Cotton, D., Santorum, V., Brown, M.J.F. (2017). Rarity and decline in bumblebees – A test of causes and correlates in the Irish fauna. *Biological Conservation* 136, 185–194.
- Forister, M.L., Cousens, B., Harrison, J.G., Anderson, K., Thorne, J.H., Waetjen, D., Nice, C.C., Parsia, M.D., Hladik, M.L., Meese, R., van Vliet, H., Shapiro, A.M.. (2016). Increasing neonicotinoid use and the declining butterfly fauna of lowland California. *Biology Letters* 12 (8), 20160475.
- Forman, R.T.T., Deblinger, R.D. (2000). The Ecological road-effect zone of a Massachusetts (U.S.A.) suburban highway. *Conservation Biology* 14 (1), 36–46.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D., Dale, V.H., Fahrig, L., France, R., Goldman, C.R., Heanue, K., Jones, J.A., Swanson, F.J.,

- Turrentine, T., Winter, T.C. (2003). *Road Ecology: Science and Solutions*. Washington, D.C.: Island Press. 504 pp.
- Forup, M.L., Memmott, J. (2005). The relationship between the abundance of bumblebees and honeybees in a native habitat. *Ecological Entomology* 30, 47–57.
- Fossen, T., Holmelid, B., Øvstedal, D.O. (2019). Bumblebee death associated with *Tilia* × *europaea* L. *Biochemical Systematics and Ecology* vol. 82, 16–23.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A. (2002). *Introduction to conservation genetics*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 617 pp.
- Franzen, M., Molander, M. (2012). How threatened are alpine environments? A cross taxonomic study. *Biodiversity and Conservation* 21, 517–526.
- Franzén, M., Öckinger, E. (2012). Climate-driven changes in pollinator assemblages during the last 60 years in an Arctic mountain region in Northern Scandinavia. *Journal of Insect Conservation* 16, 227–238.
- Fussell, M., Corbet, S.A. (1992). The nesting places of some British bumble bees. *Journal of Apicultural Research* 31, 32–41.
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W.W., Emmerson, M., Morales, M.B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschamntke, T. et al. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology* 11 (2), 97–105.
- Geissler, G., Steche, W. (1962). Natürliche Trachten als Ursache für Vergiftungserscheinungen bei Bienen und Hummeln. *Z. Bienenforsch* 6, 77–92.
- Ghazoul, J. (2005). Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *TRENDS in Ecology and Evolution* 20 (7), 367–373.
- Gillott, C. (2005). *Entomology*. 3rd Edition. London: Springer. 832 pp.
- Gómez, J. M., Torices, R., Lorite, J., Klingenberg, C. P., Perfectti, F. (2016). The role of pollinators in the evolution of corolla shape variation, disparity, and integration in a highly diversified plant family with a conserved floral bauplan. *Annals of Botany* 117 (5), 889–904.
- Goulson, D. (1999). Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2, 185–209.

- Goulson, D. (2003). *Bumblebees: behaviour and ecology*. New York: Oxford University Press. 235 pp.
- Goulson, D. (2008). Impacts of non-native bumblebees in Western Europe and North America. *Applied Entomology and Zoology* 45 (1), 7–12.
- Goulson, D., Hanley, M.E., Darvill, B., Ellis, J.S., Knight, M.E. (2005). Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation* 122, 1–8.
- Goulson, D., Lye, G.C., Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annual Review of Entomology* 53, 191–208.
- Goulson, D., Sparrow, K.R. (2008). Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation* 13, 177–181.
- Grabherr, G., Gottfried, H.P. (1994). Climate effects on mountain plants. *Scientific Correspondence* 369, 448–449.
- Griffiths, D.A., Bowman, C.E. (1981). World distribution of the mite *Varroa jacobsoni*, a parasite of honeybees. *Bee World* 62, 154–163.
- Grixti, J.C., Wong, L.T., Cameron, S.A, Favret, C. (2009). Decline of bumble bees (*Bombus*) in the North American Midwest. *Biological Conservation* 142, 75–84.
- Grobler, B.A., Campbell, E.E. (2020). Pollinator activity and the fecundity of a rare and highly threatened honeybush species along a highway in the cape floristic region. *International Journal of Plant Sciences* 181 (6), 581–593.
- Haaland, C., Naisbit, R., Bersier, L. (2011). Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity* 4 (1), 60–80.
- Hallmann, C.A, Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörrn, T., Goulson, D., de Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *Public Library of Science* 12 (10), e0185809.
- Harvey, L.D.D. (2015). *Global warming*. London: Routledge. 364 pp.
- Heinrich, B. (1971). Temperature regulation of the sphinx moth, *Manduca sexta*. II. Regulation of heat loss by control of blood circulation. *Journal of Experimental Biology* 54, 141–166.

- Heinrich, B. (1979). “Majoring” and “minoring” by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. *Ecology* 60, 245–255.
- Heinrich, B., Esch, H. (1994). Thermoregulation in bees. *American Scientist* 82 (2), 164–170.
- Hejda, R., Farkač, J., Chobot, K. [eds.] (2017). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. *Bezobratlí. Příroda* 36, 1–612.
- Herbertsson, L., Khalaf, R., Johnson, K., Bygebjerg, R., Blomqvist, S., Persson, A.S. (2021). Long-term data shows increasing dominance of *Bombus terrestris* with climate warming. *Basic and Applied Ecology* 53, 116–123.
- Herrera, J.M., ploquin, E.F., Rodríguez-Peréz, J., Obeso, J.R. (2013). Determining habitat suitability for bumblebees in a mountain system: a baseline approach for testing the impact of climate change on the occurrence and abundance of species. *Journal of Biogeography* 41 (4), 700–712.
- Hines, H.M. (2008). Historical biogeography, divergence times, and diversification patterns of bumble bees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Systematic Biology* 57 (1), 58–75.
- Holland, J.M., Smith, B.M., Storkey, J., Lutman, P.J.W., Aebischer, N.J. (2015). Managing habitats on English farmland for insect pollinator conservation. *Biological Conservation* 182, 215–222.
- Hopwood, J., Black, S.H., Lee-Mäder, E., Charlap, A., Preston, R., Mozumder, K., Fleury, S. (2015). Literature review: Pollinator habitat enhancement and best management practices in highway rights-of-way. Washington, D.C.: The Xerces Society for Invertebrate Conservation in collaboration with. 68 pp.
- Hopwood, J., Code, A., Vaughan, M., Biddinger, D., Shepherd, M., Black, S.H., Mader, E., Mazzacano, C. (2016). How neonicotinoids can kill bees. 2nd Edition. Portland: The Xerces Society for Invertebrate Conservation. 84 pp.
- Hula, V. (2020). Dálnice a podpora motýlů. *Veronica* 3, 20–22.
- Illies, I. (2016). Linden als Bienenweide. *LWF Wissen* 78, 66–68.
- Illies, I. (2005). Verhaltensbiologische Untersuchungen zur Trachtnutzung und zum Sammelverhalten von Bienen (Hymenoptera, Apoidea). PhD dissertation. Ruhr-University Bochum, Germany.

- Illies, I., Mühlen, W. (2007). The foraging behaviour of honeybees and bumblebees on late blooming lime trees (*Tilia* spp.) (Hymenoptera: Apidae). *Entomologia Generalis* 30, 155–165.
- Inari, N., Nagamitsu, T., Kenta, T., Gokaa, K., Hiura, T. (2005). Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Population Ecology* 47 (1), 77–82.
- Ings, T.C., Ward, N.L., Chittka, L. (2006). Can commercially imported bumble bees out-compete their native conspecifics? *Journal of Applied Ecology* 43, 940–948.
- Inoue, M.N., Yokoyama, J., Washitani, I. (2008). Displacement of Japanese native bumblebees by the recently introduced *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Conservation* 12, 135–146.
- Iwasa, T., Motoyama, N., Ambrose, J.T., Roe, R.M.M. (2004). Mechanism for the differential toxicity of neonicotinoid insecticides in the honey bee, *Apis mellifera*. *Crop Protection* 23, 371–378.
- 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.
- James, R.R., Xu, J. (2012). Mechanisms by which pesticides affect insect immunity. *Journal of Invertebrate Pathology* 109, 175–182.
- Janovský, Z. (2012). Vztahy rostlin a opylovačů na louce aneb nejen botanici určují rostliny. *Živa* 4, 210–212.
- Javorek, V. (1967). Kapesní atlas dvoukřídlého hmyzu. Praha: SPN Praha. 273 pp.
- Jennersten, O. (1988). Pollination in *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae): Effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2 (4), 359–366.
- Jersáková, J., Tropek, R. (2018). Současný pohled na vzájemnou spolupráci rostlin a opylovačů. *Živa* 6, 295–301.
- Johst, K., Drechsler, M., Thomas, J., Settele, J. (2006). Influence of mowing on the persistence of two endangered large blue butterfly species. *Journal of Applied Ecology* 43 (2), 333–342.
- Kells, A.R., Goulson, D. (2003). Preferred nesting sites of bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae) in agroecosystems in the UK. *Biological Conservation* 109 (2), 165–174.

- Kells, A.R., Holland, J, Goulson, D. (2001). The value of uncropped field margins for foraging bumblebees. *Journal of Insect Conservation* 5, 283–291.
- Kelly, D. (1989). Demography of short-lived plants in chalk grassland. I. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *Journal of Ecology* 77, 747–769.
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Taylor H., Ricketts, T.H. et al. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters* 16, 584–599.
- Kerr, J.T., Pindar, A., Galpern, P., Packer, L., Potts, S.G., Roberts, S.M., Rasmont, P., Schweiger, O., Colla, S.R., Richardson, L.L., Wagner, D.L., Gall, L.F., Sikes, D.S., Pantoja, A. (2015). Climate change impacts on bumblebees converge across continents. *Science* 349 (6244), 177–180.
- Kevan, P.G., Baker, H.G. (1983). Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomology* 28, 407–453.
- Kiester, A.R., Lande, R., Schemske, D. W. (1984). Models of coevolution and speciation in plants and their pollinators. *The American Naturalist* 124 (2), 220–243.
- Klanderud, K., Birks, H.J.B. (2003). Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene* 13 (1), 1–6.
- Klatt, B.K., Nilsson, L., Smith, H.G. (2020). Annual flowers strips benefit bumble bee colony growth and reproduction. *Biological Conservation* 252, 1–7.
- Kleijn, D., Berendse, F., Smit, R., Gilissen, N. (2001). Agrienvironment schemes do not effectively protect biodiversity in Dutch agricultural landscapes. *Nature* 413, 723–725.
- Kluser, S., Peduzzi, P., (2007). Global pollinator decline: A Literature review. UNEP/GRIDEurope.
- 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 (7), 20170484.
- Konvička, M., Maradová, M., Beneš, J., Fric, Z. Kepka, P. (2003). Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography* 12, 403–41.
- Kosior, A., Celary, W., Olejniczako, P., Fijal, J., Król, W., Solarz, W., Plonka, P. (2007). The decline of the bumble bees and cockoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. *Oryx* 41, 79–88.

- Krasekbrink, A., Popp, M., Denker, B. (1994). Nektarzusammensetzung von *Tilia tomentosa* (Moench) und anderen lindenarten/–hybriden. *Ökologie und Naturschutz* 3, 237–242.
- Kress, W.J., Schatz, G.E., Andrianifahanana, M., Morland, H.S. (1994). Pollination of *Ravenala madagascariensis* (Strelitziaceae) by Lemurs in Madagascar: Evidence for an archaic coevolutionary system? *American Journal of Botany* 81 (5), 542–551.
- Kudo, G., Ida, T.Y. (2013). Early onset of spring increases the phenological mismatch between plants and pollinators. *Ecology* 94, 2311–2320.
- Kudo, G., Nishikawa, Y., Kasagi, T., Kosuge, S. (2004). Does seed production of spring ephemerals decrease when spring comes early? *Ecological Research* 19, 255–259.
- Kunz, T.H. (1982). *Ecology of Bats*. New York: Plenum Publishing Corporation. 450 pp.
- Kuras, T., Mazalová, M., Hula, V. (2017). Přes asfalt nevidíme přírodu. *Vesmír* 96, 572–575.
- Lande, C., Rao, S., Morré, J.T., Galindo, G., Kirby, J., Reardon, P.N., Bobe, G., Stevens, J.F. (2019). Linden (*Tilia cordata*) associated bumble bee mortality: Metabolomic analysis of nectar and bee muscle. *Public Library of Science* 14 (7), e0218406.
- Langerhans, R.B. (2008). *Coevolution*. Elsevier, 644–648.
- Løken, A. (1991). Planter som forgifter humler og bier. *Insekt-Nytt* 16, 17–19.
- Macek, J., Straka, J., Bogusch, P., Dvořák, L., Bezděčka, P., Tyner, P. (2012). *Blanokřídli České republiky I. – žahadloví*. Praha: Academia. 524 pp.
- Madel, G. (1977). Vergiftungen von Hummeln durch den Nektar der Silberlinde *Tilia tomentosa* Moench, *Bonner zoologische Beiträge* 28, 149–154.
- Magallón, S., Hilu, K.W. (2009). Land plants (embryophyta). *The timetree of life*, 133–137.
- Marshall, E.J.R., Moonen, A.C. (2002). Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture Ecosystems and Environment* 89, 5–21.

- Matsumura, C., Yokoyama, J., Washitani, I. (2004). Invasion status and potential impacts of an invasive alien bumblebee, *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae) naturalized in southern Hokkaido, Japan. *Global Environmental Research* 8, 51–66.
- Matteson, K.C., Ascher, J.S., Langellotto, G.A. (2008). Bee richness and abundance in New York City urban gardens. *Annals of the Entomological Society of America* 101, 140–150.
- Maurizio, A. (1943). Bienenschäden während der Lindentracht. *Schweiz. Bienen Zeitung* 66, 376–380.
- McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R., Wood, D.M. (1987). *Manual of nearctic Diptera, Volume 2*. Ottawa, Ontario: Biosystematics Research Centre. 1332 pp.
- McFrederick, Q.S., Le Buhn, G. (2006). Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus* spp. (Hymenoptera: Apidae)? *Biological Conservation* 129, 372–382.
- McIntyre, N.E., Hostetler, M.E. (2001). Effects of urban land use on pollinator (Hymenoptera: Apoidea) communities in a desert metropolis. *Basic and Applied Ecology* 2, 209–218.
- McKenna, D.D., McKenna, K.M., Malcom, S.B., Berenbaum M.R. (2001). Mortality of Lepidoptera along roadways in central Illinois. *Journal of the Lepidopterists Society* 55 (2), 63–68.
- Medler, J.T., Carney, D.W. (1963). *Bumblebees of Wisconsin* (Hymenoptera: Apidae). Research bulletin – Agricultural Experiment Station, University of Wisconsin 240, 1–47.
- Meeus, I., Brown, M.J.F., De Graaf, D.C., Smagghe, G. (2011). Effects of invasive parasites on bumble bee declines. *Conservation Biology* 25, 662–671.
- Melville, R. (1949). The limes as amenity trees and bee pasturage. *Kew Bull.* 4.2, 147–152.
- Mládek, J. (2017). Jednou plevelem, podruhé na výsluní aneb příběh kokrhele. *Veronica* 2, 23–25.
- Moquet, L., Laurent, E., Bacchetta, R, Jacquemart, A.L. (2018). Conservation of hoverflies (Diptera, Syrphidae) requires complementary resources at the landscape and local scales. *Insect Conservation and Diversity* 11, 72–87.
- Moret, Y., Schmid-Hempel, P. (2000). Survival for immunity: The price of immune system activation for bumblebee workers. *Science* 290, 1166–1168.

- Motten, A.F. (1986). Pollination ecology of the spring wildflower community of a temperate deciduous forest. *Ecological Monographs* 56, 21–42.
- Mühlen, W., Riedel, V., Baal, T., Surholt, B. (1994). Insektensterben unter blühenden Linden. *Natur und Landschaft* 69, 95–100.
- Munguira, M.L., Thomas, J.A. (1992). Use of road verges by butterfly and burnet populations, and the effect of roads on adult dispersal and mortality. *Journal of Applied Ecology* 29, 316–329.
- Nagamitsu, T., Kenta, T., Inari, N., Kato, E., Hiura, T. (2006). Abundance, body size, and morphology of bumblebees in an area where an exotic species, *Bombus terrestris*, has colonized in Japan. *Ecological Research* 22, 331–341.
- Navajas, M.J. (2010). Tracking the colonisation history of the invasive species *Varroa destructor*. *Trends in Acarology*. Dordrecht: Springer. 566 pp.
- Nayak, K.G, Davidar, P. (2010). Pollination and breeding systems of woody plant species in tropical dry evergreen forests, southern India. *Flora – Morphology, distribution, functional ecology of plants* 205 (11), 745–753.
- Nazzi, F., Brown, S.P., Annoscia, D., Del Piccolo, F., Di Prisco, G., Varricchio, P., Della Vedova, G., Cattonaro, F., Caprio, E., Pennacchio, F. (2012). Synergistic parasite-pathogen interactions mediated by host immunity can drive the collapse of honeybee colonies. *Public Library of Science* 8, e1002735.
- Ndibalema, V.G., Mduma, S., Stokke, S., Røskoft, E. (2008). Relationship between road dust and ungulate density in Serengeti National Park, Tanzania. *African Journal of Ecology* 46, 547–555.
- Neil, K.L., Landrum, L., Wu, J. (2010). Effects of urbanization on flowering phenology in the metropolitan Phoenix region of USA: Findings from herbarium records. *Journal of Arid Environments* 74, 440–444.
- Nillson, L.A. (1998). Deep flowers for long tongues. *TRENDS in Ecology and Evolution* 13 (7), 259–260.
- Noordijk, J., Delille, K., Schaffers, A.P., Sýkora, K.V. (2009). Optimizing grassland management for flower-visiting insects in roadside verges. *Biological Conservation* 142, 2097–2103.

Ogilvie, J.E., Griffin, S.R., Gezon, Z.J., Inouye, B.D., Underwood, N., Inouye, D.W., Irwin, R.E. (2017). Interannual bumble bee abundance is driven by indirect climate effects on floral resource phenology. *Ecology Letters* 20, 1507–1515.

Oldroyd, B.P. (1998). Controlling feral honey bee, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), populations in Australia: Methodologies and cost. *Australian Journal of Entomology* 37, 97–100.

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

Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R., Todd, A.D., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J., Sanderson, R.A. (2008). Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal of Applied Ecology* 45, 784–792.

Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R., Todd, A.D., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J., Sanderson, R.A. (2008). Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *Journal of Applied Ecology* 45 (3), 784–792.

Osborne, J.L., Williams, I.H., Corbet, S.A. (1991). Bees, pollination and habitat change in the European community. *Bee World* 72, 99–166.

Otterstatter, M.C., Thomson, J.D. (2008). Does pathogen spillover from commercially reared bumble bees threaten wild pollinators? *Public Library of Science* 3, e2771.

Owen, E.L., Bale, J.S., Hayward, S.A.L. (2015). Establishment risk of the commercially imported bumblebee *Bombus terrestris dalmatinus* – can they survive UK winters? *Apidologie* 47, 66–75.

Palma, A., Kuhlmann, M., Roberts, S.P.M., Potts, S.G., Börger, L., Hudson, L.N., Lysenko, I., Newbold, T., Purvis, A. (2015). Ecological traits affect the sensitivity of bees to landuse pressures in European agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology* 52, 1567–1577.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, K.J., Thomas, C.D., Descimon, H. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399, 579–583.

Parmesan, C., Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.

Parr, T., Way, J. (1988). Management of roadside vegetation: the long-term effects of cutting. *Journal of Applied Ecology* 25, 1073–1087.

- Pavelka, M., Smetana, V. (2000). Čmeláci. Valašské Meziříčí: Český svaz ochránců přírody. 105 pp.
- Pawlikowski, T. (2010). Pollination activity of bees (Apiodea: Apiformes) visiting the flowers of *Tilia cordata* mill. and *Tilia tomentosa* moench in an urban environment. *Journal of Apicultural Science* 54 (2), 72–79.
- Pawlikowski, T. (2010). Pollination activity of bees (Apoidea: Apiformes) visiting the flowers of *Tilia cordata* Mill. and *Tilia tomentosa* Moench in an urban environment. *Journal of Apicultural Science* 54, 73–79.
- Pellet, F.C. (1976). American honey plants. Fifth edition. Hamilton (IL): Dadant and Sons. 467 pp.
- Pettis, J.S., van Engelsdorp, D., Johnson, J., Dively, G. (2012). Pesticide exposure in honeybees results in increased levels of the gut pathogen *Nosema*. *Naturwissenschaften* 99, 153–158.
- Pfitzner, G. (1978). Auffallendes Hummel und Bienensterben in einer Lindenallee. *Apollo* 53/54, 8–9.
- Phillips, B.B., Gaston, K.J., Bullock, J.M., Osborne, J.L. (2019). Road verges support pollinators in agricultural landscapes but are diminished by heavy traffic and summer cutting. *Journal of Applied Ecology* 56 (10), 2316–2327.
- Pigott, C. (1991). *Tilia Cordata* Miller. *Journal of Ecology* 79 (4), 1147–1207.
- Pigott, D. (2012). Lime-trees and Basswoods: A Biological Monograph of the Genus *Tilia*. Cambridge: Cambridge University Press. 405 pp.
- Pilling, E.D., Jepson, P.C. (1993). Synergism between EBI fungicides and a pyrethroid insecticide in the honeybee (*Apis mellifera*). *Pesticide Science* 39, 293–297.
- Ploquin, E.F., Herrera, J.M., Obeso, J.R. (2013). Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. *Oecologia* 173, 1649–1660.
- Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P., Settele, J. (2010). Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *Journal of Apicultural Research* 49 (1), 15–22.
- Primack, D., Imbres, C., Primack, B.R., Miller-Rushing, A.J., Del Tredici, P. (2004). Herbarium specimens demonstrate earlier flowering times in response to warming in Boston. *American Journal of Botany* 91, 1260–1264.

- Proctor, M.C.F., Yeo, P. (1973). The pollination of flowers. London: Collins.
- Pyke, G.H. (1979). Optimal foraging in bumblebees: rule of movement between flowers within inflorescences. *Animal Behaviour* 27, 1167–1181.
- Pywell, R.F., Meek, W.M., Carvell, C., Hulmes, L., Nowakowski, M. (2007). The Buzz project: biodiversity enhancement on arable land under the new agri-environment schemes. *Aspects of Applied Biology* 81, 61–68.
- Rada, S., Schweiger, O., Harpke, A., Kühn E., Kuras, T., Settele, J., Musche, M. (2019). Protected areas do not mitigate biodiversity declines: A case study on butterflies. *Diversity and Distributions* 25, 217–224.
- Rafferty, N.E., Ives, A.R. (2011). Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interaction. *Ecology Letters* 14, 69–74.
- Raine, N., Chittka, L. (2006). Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomologia Generalis* 29, 179–199.
- Rao, S., Poinar, G., Henley, D. (2017). A scientific note on rare parasitism of the bumble bee pollinator, *Bombus impatiens*, by a mermithid nematode, *Pheromermis* sp. (Nematoda: Mermithidae). *Apidologie* 48, 75–77.
- Rasmont, P., Franzén, M., Lecocq, T., Harpke, A., Roberts, S.P.M., Biesmeijer, J.C., Castro, L., Cederberg, B., Dvořák, L., Fitzpatrick, Ú., Gonseth, Y., Haubruge, E., Mahé, G., Manino, A., Michez, D., Neumayer, J., Ødegaard, F., Paukkunen, J., Pawlikowski, T., Potts, S.G., Reemer, M., Settele, J., Straka, J., Schweiger, O. (2015). Climatic risk and distribution atlas of European bumblebees. *Biorisk* 10 (Special Issue), 246 pp.
- Rasmont, P., Iserbyt, S. (2012). The Bumblebees Scarcity syndrome: Are heat waves leading to local extinctions of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*)? *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 48, 275–280.
- Rath, W. (1999). Co-adaptation of *Apis cerana* Fabr. and *Varroa jacobsoni* Oud. *Apidologie* 30, 97–110.
- Robinson, R.A., Sutherland, W.J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39, 157–176.
- Rollin, O., Vray, S., Dendoncker, N., Michez, D., Dufrene, M., Rasmont, P. (2020). Drastic shifts in the Belgian bumblebee community over the last century. *Biodiversity and Conservation* 29, 2553–2573.

Root, T., Price, J., Hall, K., Schneider, S.H., Rosenzweig, C., Pounds, J.A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* 421, 57–60.

Rosenzweig, C., Iglesias, A., Yang, X.B., Epstein, Y.B., Chivan, E. (2001). Climate change and extreme weather events – implications for food production, plant diseases, and pests. *Global Change & Human Health* 2, 90–104.

Roubik, D.W. (1991). Aspects of africanized honey bee ecology in tropical America. In: *The 'African' honey bee*. Boulder (CO): Westview Press. 259–281 pp.

Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232, 8–27.

Saunders, M.E. (2018). Insect pollinators collect pollen from wind-pollinated plants: implications for pollination ecology and sustainable agriculture. *Insect Conservation and Diversity* 11, 13–31.

Saunders, S.A., Gracy, R.W., Schnackerz, K.D., Noltmann, E.A. (1969). Are honeybees deficient in phosphomannose isomerase? *Science* 164, 858–859.

Schaffers, A.P., Raemakers, I.P., Sykora, K.V. (2012). Successful overwintering of arthropods in roadside verges. *Journal of Insect Conservation* 16 (4), 511–522.

Schedl, W. (2015). Stechimmen II im Botanischen Garten Innsbruck (Tirol, Österreich): Artengarnitur, Blütenbesuch, Phänologie (Insecta: Hymenoptera). *Linzer biologische Beiträge* 47, 939–954.

Schmid-Hempel, R., Eckhardt, M., Goulson, D., Heinzmann, D., Lange, C., Plischuk, S., Escudero, L.R., Salathé, R., Scriven, J.J., Schmid-Hempel, P. (2013). The invasion of southern South America by imported bumblebees and associated parasites. *Journal of Animal Ecology* 83, 823–837.

Schmuck, R., Stadler, T., Schmidt, H.W. (2003). Field relevance of a synergistic effect observed in the laboratory between an EBI fungicide and a chloronicotynyl insecticide in the honeybee (*Apis mellifera* L, Hymenoptera). *Pest Management Science* 59, 279–286.

Schweitzer, D.F., Capuano, N.A., Young, B.E., Colla, S.R. (2012). Conservation and management of North American bumble bees. NatureServe, Arlington, Virginia, and USDA Forest Service, Washington, D.C.

Shipp, J.L., Whitfield, G.H., Papadopoulos, A.P. (1994). Effectiveness of the bumble bee *Bombus impatiens* Cr. (Hymenoptera: Apidae), as a pollinator of greenhouse sweet pepper. *Scientia Horticulturae* 57, 29–39.

- Shortall, C.R., Moore, A., Smith, E., Hall, M.J., Woiwod, I.P., & Harrington, R. (2009). Long-term changes in the abundance of flying insects. *Insect Conservation and Diversity* 2, 251–260.
- Sih, A., Bell, A.M., Kerby, J.L. (2004). Two stressors are far deadlier than one. *TRENDS in Ecology and Evolution* 19, 274–276.
- Skórka, P., Lenda, M., Morón, D., Kalarus, K., Tryjanowski, P. (2013). Factors affecting road mortality and the suitability of road verges for butterflies. *Biological Conservation* 159, 148–157.
- Slavíková, Z. (2002). *Morfologie rostlin*. Praha: Karolinum. 218 pp.
- Sluijs, J.P. (2020). Insect decline, an emerging global environmental risk. *Current opinion in environmental sustainability* 46, 39–42.
- Smékalová, K., Kaffková, K., Votavová, A. (2018). *Podpora čmeláků pro malopěstitele a zahrádkáře*. Olomouc: Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i. 56 pp.
- Smith, H., Firbank, L.G., Macdonald, D.W. (1999). Uncropped edges of arable fields managed for biodiversity do not increase weed occurrence in adjacent crops. *Biological Conservation* 89 (1), 107–111.
- Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (2007). *Climate change 2007: the physical science basis Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 996 pp.
- Soroye, P., Newbold, T., Kerr, J. (2020). Climate change contributes to widespread declines among bumble bees across continents. *Science* 367 (6478), 685–688.
- Svensson, B., Lagerlof, J., Svensson, B.G. (2000). Habitat preferences of nest-seeking bumble bees (Hymenoptera: Apidae) in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 77, 247–255.
- Thomson, D.M. (2006). Detecting the effects of introduced species: A case study of competition between *Apis* and *Bombus*. *Oikos* 114, 407–418.
- Thomson, J. D. (2010). Flowering phenology, fruiting success, and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365, 3187–3199.

- Tommasi, D., Miro, A., Higo, H.A., Winston, M.L. (2004). Bee diversity and abundance in an urban setting. *The Canadian Entomologist* 136, 851–869.
- Trivedi, R.M., Berry, P.M., Morecroft, M.D., Dawson, T.P. (2008). Spatial scale affects bioclimate model projections of climate change impacts on mountain plants. *Global Change Biology* 14 (5), 1089–1103.
- Tscharntke, T., Clough, Y., Wanger, T.C., Jackson, L., Motzke, I., Perfecto, I., Vandermeer, J., Whitbread, A. (2012). Global food security, biodiversity conservation and the future of agricultural intensification. *Biological Conservation* 151 (1), 53–59.
- Tyler, E.R., Adams, S., Mallon, E.B. (2006). An immune response in the bumblebee, *Bombus terrestris* leads to increased food consumption. *BMC Physiology* 6 (6), 1–4.
- Valtonen, A., Saarinen, K., Jantunen, J. (2006). Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal Biodiversity and Conservation* 29, 133–148.
- Valtonen, A., Saarinen, K., Jantunen, J. (2007). Intersection reservations as habitats for meadow butterflies and diurnal moths: Guidelines for planning and management. *Landscape and Urban Planning* 79 (3), 201–209.
- Van Handel, E. (1971). Mannose metabolism: a comparison between the honeybee and the mosquito. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 38, 141–145.
- Vejvodový, A. (2016). Biopásy. Praha: Ministerstvo zemědělství. 10 pp.
- Vermeij, G.J. (1987). *Evolution and Escalation. An Ecological History of Life.* Princeton: Princeton University Press. 527 pp.
- Veselý, V., Bacílek, J., Drobníková, V., Haragrim, a kol. (1985). *Včelařství.* Praha: Státní zemědělské nakladatelství Praha. 368 pp.
- Vidau, C., Diogon, M., Aufauvre, J., Fontbonne, R., Viguès, B., Brunet, J.L., Texier, C., Biron, D.G., Blot, N., El Alaoui, H., Belzunces, L.P., Delbac, F. (2011). Exposure to sublethal doses of fipronil and thiacloprid highly increases mortality of honeybees previously infected by *Nosema ceranae*. *Public Library of Science* 6 (6), e21550.
- Vinchesi, A.C. (2014). *Assessing transportation impacts to alkali bees (Hymenoptera: Halictidae) and alfalfa seed production in the Walla Walla Valley.* PhD dissertation, Washington State University.

- Wagner, J., Lechleitner, M., Hosp, D. (2016). Pollen limitation is not the rule in nival plants: A study from the European Central Alps. *American Journal of Botany* 103 (3), 375–387.
- Walther-Hellwig, K., Fokul, G., Frankl, R., Büchler, R., Ekschmitt, K., Wolters, V. (2006). Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie* 37, 517–532.
- Walton, R.E., Sayer, C.D., Bennion, H., Axmacher, J.C. (2020). Nocturnal pollinators strongly contribute to pollen transport of wild flowers in an agricultural landscape. *Biology Letters* 16 (5), 20190877.
- Waser, N.M., Price, M.V., Casco, G., Diaz, M., Morales, A.L., Solverson, J. (2017). Effects of road dust on the pollination and reproduction of wildflowers. *International Journal of Plant Sciences* 178 (2), 85–93.
- Way, J.M. (1977). Roadside verges and conservation in Britain: a review. *Biological Conservation* 12, 65–74.
- Whittington, R., Winston, M.L. (2004). Comparison and examination of *Bombus occidentalis* and *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae) in tomato greenhouses. *Journal of Economic Entomology* 97, 1384–1389.
- Whittington, R., Winston, M.L., Tucker, C., Parachnowitsch, A.L. (2004). Plant-species identify of pollen collected by bumblebees placed in greenhouse for tomato pollination. *Canadian Journal of Plant Science* 84, 599–602.
- Williams, I.H. (2002). Insect pollination and crop production: A European perspective. *Pollinating bees - The Conservation link between agriculture and nature*, 59–65.
- Williams, I.H., Christian, D.G. (1991). Observations in *Phacelia tannacetifolia* Bentham (Hydrophyllaceae) as a food plant for honey bees and bumble bee. *Journal of Apicultural Research* 21, 236–245.
- Williams, P.H., Osborne, J.L. (2009). Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40 (3), 367–387.
- Williams, P.H. (1998). An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of The Natural History Museum (Entomology)* 67, 79–152.
- Williams, P.H. (2003). The Convention on biological diversity adopts the international pollinator initiative. *Bee World* 84, 27–31.

- Williams, P.H., Araújo, M.B., Rasmont, P. (2007). Can vulnerability among British bumblebee (*Bombus*) species be explained by niche position and breadth? *Biological Conservation* 138, 493–505.
- Williams, P.H., Osborne, J.L. (2009). Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie* 40, 367–387.
- Williamson, S.M., Wright, G.A. (2013). Exposure to multiple cholinergic pesticides impairs olfactory learning and memory in honeybees. *Journal of Experimental Biology* 216, 1799–1807.
- Willis, K.J., McElwain, J.C. (2002). *The evolution of plants*. New York: Oxford University Press. 424 pp.
- Willmer, P. (2012). Ecology: Pollinator-plant synchrony tested by climate change. *Current Biology* 22 (4), 131–132.
- Wills, R.T., Lyons, M.N., Bell, D.T. (1990). The European honey bee in Western Australian kwongan: foraging preferences and some implications for management. *The Proceedings of the Ecological Society Australia* 16, 167–176.
- Wilson, E.O. (1988). *Biodiversity*. Washington, D.C.: National academy press, 538 pp.
- Wood, T.J., Gibbs, J., Graham, K.K., Isaacs, R. (2019). Narrow pollen diets are associated with declining Midwestern bumble bee species. *Ecology* 100 (6), e02697.
- Wu, J.Y., Smart, M.D., Anelli, C.M., Sheppard, W.S., (2012). Honey bees (*Apis mellifera*) reared in brood combs containing high levels of pesticide residues exhibit increased susceptibility to *Nosema* (Microsporidia) infection. *Journal of Invertebrate Pathology* 109, 326–329.
- Zahradník, J. (1987). *Blanokřídli*. Praha: Artia. 182 pp.

Internetové zdroje

Motýlí dálnice. [internet]. 2016. [cit. 2021-05-07]. Dostupné z:
<http://motylidalnice.cz/aktuality.html>