

Magisterská diplomová práce
Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých
Budějovicích
2011



Polinační ekologie drvodělek v afromontánním systému Bamenda Highlands, Kamerun

Anna Falkenauerová

Vedoucí práce: RNDr. Robert Tropek

Falkenauerová A (2011) Polinační ekologie drvodělek v afromontánním systému Bamenda Highlands, Kamerun. [Polination ecology of Carpenter bees in Bamenda Highlands, Cameroon. Ms thesis, in Czech] – 37 pp., Faculty of Sciences, University of South Bohemia České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

I investigated the differences in male and female foraging behavior of the african carpenter bee *Xylocopa flavescens* (Hymenoptera: Apidae). This species is important big pollinator in study area as observed. The pollen loads from the 20 male and 20 female bees were compared for the analysis of the foraging pattern. The principal differences and trends were found for the range of flowers visited by each sex.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě - v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury

V Českých Budějovicích, dne 2011

.....

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat svému školiteli Robertu Tropkovi za zadání této práce, nesmírně trpělivé a perfektní školení, za to co mě všechno naučil a zároveň za sběr hmyzích exemplářů v terénu. Dále Lukášovi Spitzerovi a Milanu Jandovi taktéž za sběr hmyzu v terénu. Štěpánovi Janečkovi za hlasitou optimistickou sílu a sběr prašníků v terénu. Veliký dík Honzovi Okrouhlíkovi za ochotně obětovaný čas, zkušené technické rady a pomoc při tvorbě metodiky a poskytnutí zázemí v jeho laborce. Děkuji Jaromíru Benešovi a jeho Laboratoři Archeobotaniky a PaleoEkologie a všem jejím členům za zázemí, zejména u mikroskopu, a zvláště Petře Houfkové za profesionalitu a čas který pro mě obětovala při palynologických konzultacích, a taky za hezké chvíle, podporu a účast. Dále chci vehementně poděkovat Františkovi Sládečkovi za excelentní znalost a zběhlou ve statistických analýzách, trpělivou pomoc při tvorbě výsledků, a za kouzelné chvíle v brlohu. Velice moc chci poděkovat mým přátelům, kteří mě drželi a pomáhali mi v těžkých periodách života a které nejsem schopna postrádat ani ve šťastných periodách života. Hlavně děkuji své rodině za život, neustále otevřenou náruč, radost, podporu na všech úrovních a intenzivně znovudodávaný pocit, že „se nedá nic dělat, ale máme se dobře“. Nejvroucněji děkuji Petrovi Vlašánkovi za neustále otevřenou náruč, byť někdy i na dálku, nekonečnou trpělivost a za.....vše ostatní zde nesdělitelné.

Úvod	5
Vývoj poznání v polinační biologii a metody polinačních studií.....	5
Rozdíly v potravním chování a polinační efektivitě opylovačů mezi jedinci opačného pohlaví	7
Význam drvodělek v polinačních systémech.....	8
Vliv rozdílných životních strategií na polinační efektivitu a potravní chování samců a samic drvodělek.....	9
Metodika	11
Studovaná lokalita.....	11
Studovaný druh.....	11
Sběr materiálu.....	12
Acetolýza pylu.....	12
Tvorba srovnávací pylové sbírky.....	12
Analýza pylu na opylovačích.....	13
Kvantifikace pylu na opylovačích.....	14
Determinace pylu z jednotlivých drvodělek.....	15
Výsledky.....	17
Diskuze.....	22
Metody studia.....	22
Spektrum navštěvovaných rostlin.....	23
Rozdíly v potravním chování mezi samci a samicemi.....	24
Literatura.....	26
Příloha.....	31

Úvod

Vývoj poznání v polinační biologii a metody polinačních studií

Opylování je jedním z nejdůležitějších procesů v životě a reprodukční úspěšnosti rostlin. Když porovnáme frekvence abiotického a biotického způsobu opylování v přírodě, je biotické opylování frekventovanější (Proctor a kol. 1996) a bezesporu i mnohem zajímavější. Jedná se o rozsáhlou síť vztahů rostlin a jejich opylovačů, formovanou procesy postupně se vyvíjejících selekčních tlaků různé síly a následných evolučních změn. Pochopení těchto polinačních vztahů je klíčové pro porozumění evolučního vývoje vztahů kvetoucích rostlin a jejich opylovačů.

Dlouho přijímané paradigma polinační biologie o fungování interakcí mezi rostlinami a jejich opylovači bylo přesvědčení o poměrně úzké specializovanosti polinačních sítí, která je hlavním rysem většiny polinačních systémů. Tato specializovanost byla považována za hlavní sílu řídící speciaci a divergenci kvetoucích rostlin a vysvětlující jejich současnou diverzitu (Wasser 1998, Levin 2000). Toto přesvědčení bylo založeno na konceptu „polinačních syndromů rostlin“. Ten vyjadřoval, že rostliny sdílející stejný typ opylovače, mají podobné morfologické znaky květu (Faegry, van der Pijl 1966). Koncept předpokládal, že převládající velmi úzké a specializované vztahy rostlin a jejich opylovačů mají za následek vzájemnou velmi těsnou koevoluci, která daný vztah ještě více upevňuje na úkor ostatních vztahů.

S přibývajícím počtem polinačních studií však začalo vycházet najevo, že specializace polinačních vztahů není v přírodě tak frekventovaným jevem, jak se doposud zdálo, ale naopak že generalizace v polinačních systémech převažuje. Nejčastěji uváděným důvodem k vysvětlení existence generalizovaných polinačních systémů je časoprostorová variabilita v abundanci a složení společenstev opylovačů a opylovaných rostlin (Herrera 1988, Waser a kol. 1996). Tato změna pohledu na fungování polinačních systémů zapříčinila změnu paradigmatu polinační biologie a vznikla řada prací ukazujících generalizaci jako vůdčí jev v polinačních sítích (Waser a kol. 1996). Už v té době se ale začalo ukazovat, že specializaci a generalizaci nelze chápat jako dichotomii, ale jako gradient různých způsobů využití zdrojů (Dafni a kol. 2005).

Postupně vycházelo najevo, že v přírodě sice často nacházíme případy polylektických opylovačů s širokým spektrem navštěvovaných rostlin, při podrobnějším studiu však zjistíme,

že se v daném čase a v daném prostředí zaměřuje na květy několika málo druhů rostlin. Srovnáme-li navíc potravní spektrum takového široce rozšířeného druhu v různých geografických oblastech, zjistíme značnou potravní flexibilitu a polylektii druhu (Herrera 1988). Jde tedy o generalizované druhy na širší škále, avšak relativně specializované na lokální časoprostorové škále (v literatuře se ve spojitosti s polylektickými opylovači spíše než specializovanost používá termín „floral constancy“ (Heinrich 1976), neboli konstantní věrnost květům rostlin, které jsou osvědčeným zdrojem potřebných produktů). Tato lokální specializovanost není pravděpodobně geneticky podmíněná jako tomu je u úzce specializovaných monolektických opylovačů (Linsley, MacSwain 1958), ale výběr rostliny probíhá zde probíhá spíše na základě zkušenosti (MacArthur, Pianka 1966) a během života může dojít i ke změně potravního spektra jedince na základě lokální potravní nabídky (Waser a kol. 1996).

V současné době, kdy polinační biologové, ve snaze podchytit fungování vztahů v polinačních sítích co nejpřesněji, zachází ve studiu do skutečných podrobností, vychází skutečně najevo, že míra generalizace polinačních vztahů byla zřejmě nadhodnocena a specializovaných interakcí je více než můžeme pouhým okem postřehnout (Waser a kol. 1996, Janeček a kol. 2007, Praz a kol. 2008). Například drvodělky (*Xylocopini*), jež jsou často generalisty, navštěvují řadu druhů rostlin intenzivněji, než odpovídá jejich početnosti na lokalitě (Burgett 2005, Janeček a kol. 2007, Luo a kol. 2008). Zároveň se dále objevují specializace na dříve těžko postřehnutelných úrovních. Jako příklad lze uvést výzkum složení potravy larev oligolektických samotářských včel *Heriades truncorum*, *Chelostoma rapunculi*, *Chelostoma florissomne*, *Hoplitis adunca* a *Osmia brevicornis* (Megachilidae), všechny navštěvují několik druhů rostlin jediné čeledi rostlin, čeledi hostitelských rostlin se však mezi těmito druhy včel liší. Po manipulativní záměně potravy v hníždě za potravu jiné včely opylující jinou čeleď rostlin se larvy nevyvinuly. Ukázalo se tedy, že specializace nemusí spočívat pouze v preferencích dospělců, ale i ve fyziologických potřebách larev (Praz a kol. 2008).

Generalizace či specializace zdánlivě oligo- nebo polylektických druhů opylovačů však zůstává stále těžko zřetelná, neboť na šíři jejich potravních (či polinačních) nik má vliv mnoho faktorů jako jsou latitudiální a altitudiální gradienty (Olesen, Jordano 2002), sezona, doba kvetení rostlin, kompetice, pohlaví a schopnost potravní flexibility jedinců (Wilson, Yoshimura 1994). Znalost potravních preferencí opylovače je samozřejmě pouhým prvním krokem k zachycení vztahu opylovač-rostlina. Pro ucelení vztahu je potřeba zjistit zpětnou

vazbu rostliny na opylovače, sestavení polinační sítě však odkryje základní úroveň vztahů ve společenstvu, jejíž znalost je pro hlubší studium vzájemných vztahů.

Potravní spektra opylovačů jakožto první krok k vytvoření polinační sítě je možné studovat několika základními způsoby. Vůdčí metodou stále zůstává přímé terénní pozorování, při kterém jsou odchyťováni či zaznamenáváni všichni opylovači sledované rostliny nebo všechny květy navštívené jedním opylovačem. Další možnosti jsou analýzy pylu získaného přímo z opylovačů. Postupů je několik a jejich společnou nevýhodou je poměrně náročná práce v laboratoři. V méně probádaných oblastech pak také nutnost vytvoření srovnávací sbírky pylu kvetoucích rostlin. Tato metoda je však velmi přesná a zachytí i mnohé detaily, které bývají při terénních metodách přehlédnuty.

Rozdíly v potravním chování a polinační efektivitě opylovačů mezi jedinci opačného pohlaví

Rozdíly v polinační aktivitě a efektivitě mezi samci a samicemi v rámci jednoho druhu opylovačů jsou málo zkoumané (viz Alacrón 2010) a k dispozici je jen málo příkladových studií. Pohlaví jedince má však zásadní vliv na odlišné potravní chování jedinců stejného druhu (Zhang a kol. 2009). Jedinci opačného pohlaví se mohou lišit velikostí, péčí o potomstvo či rolí ve společenstvu a tyto faktory mohou mimojiné ovlivňovat i jejich potravní spektrum, polinační efektivitu či obojí. Například u samotářských včel *Anthophora plumipes* (Anthophoridae), *Eucera nigrilabris* (Eucerinae) a *Habropoda tarsta* (Anthophoridae), ale také u drvodělek *Xylocopa sinensis* se samci a samice liší dobou strávenou na květu (Ne'eman 2006, Zhang a kol. 2009), samice tráví na květu průkazně delší dobu. U druhu *Xylocopa flavorufa* byly zjištěny přelety samců do větších vzdáleností od teritoria (Pasquet a kol 2008). U motýlů může hrát při opylení živých rostlin velkou roli skutečnost, že samice se v její blízkosti vyskytují mnohem častěji, protože na ni kladou vajíčka. U nočního motýla *Hadena bicruris* (Noctuidae) se sice samci a samice nelišili v polinační efektivitě *Silene latifolia* (Caryophyllaceae) ale samice navštěvovaly průkazně více těchto rostlin a byly déle aktivní než samci, jejich přínos k opylení v rámci celé populace byl proto pravděpodobně vyšší (Labouche, Bernasconi 2010). Můra *Manduca sexta* (Sphingidae) je významným opylovačem druhu *Datura wrightii* (Solanaceae). Předpokládalo se, že samička bude efektivnějším opylovačem tohoto druhu, protože na tento druh klade vajíčka, než samci, kteří mají pro výběr zdroje nektaru svobodnější volbu. Překvapivým závěrem bylo zjištění, že samice tráví více času sáním nektaru na druhu *Agave palmeri* (Agavaceae) a přenáší tak více pylu tohoto druhu

než samci, kteří naopak využívali jako zdroj nektaru druh *D. wrightii* a byli jeho efektivnějšími opylovači než samičky (Alacrón 2010). U řady hmyzích opylovačů se samci a samice výrazně liší velikostí těla, což může mít zásadní vliv na efektivitu přenosu pylu (Després 2003). Například u much rodu *Chiastocheta*, sameček i samička efektivně opylují rostlinu *Trollius europaeus* (je také živnou rostlinou jejich larev), avšak samec, který je výrazně menší než samice, přenáší kvantitativně menší množství pylových zrn než samice. Produkce semen na rostlině kterou opyluje menší samec, je menší než na rostlině opylované větší samicí i v rámci jednoho druhu až o 50% (Després 2003).

Význam drvodělek v polinačních systémech

Drvodělky jsou samotářské včely, které mají zakrnělý pylosběrný aparát. K přenosu pylu používají adhezivní oblast na zadních nohách, případně na spodní straně zadečku, samice mohou přenášet část pylové snůšky také ve voleti (Macek a kol. 2010). Samice rovněž zásobují larvy směsí pylu a nektaru v podobě speciálně tvarovaného pylového bochánku (Macek a kol. 2010). Hnízda jsou kromě pylu a nektaru zásobována i oleji sebranými z květů některých rostlin (Raju, Rao 2006), které slouží zejména pro impregnaci jejich stěn.

Význam drvodělek v polinačních sítích je s oblibou zkoumán, protože drvodělky mají pro studium opylování relativně ideální vlastnosti. Je to jejich velikost, díky níž jsou výrazné a dobře pozorovatelné, obvykle relativně široké potravní spektrum a dlouhá sezónní aktivita (Keasar 2007). Díky těmto vlastnostem, spolu s vysokým rozptylem teplot, ze kterých aktivují a aktivitou i za snížených světelných podmínek, je význam drvodělek v polinačních sítích výrazný a mnohé populace hostitelských rostlin ukazují silnou závislost na přítomnosti drvodělek (Janeček a kol. 2007, Gross 1993). Avšak přes svůj často pozitivní význam nejsou vždy vítanými návštěvníky a prospěšnými přenašeči pylu navštěvovaných rostlin. Jsou totiž známé také loupeživým sběrem nektaru tzv. kleptolektii (Macek a kol. 2010), v literatuře se používá termín „nectar robbing“ (Inouye 1980, Irwin a kol. 2001, Zhang a kol. 2009). Takto získávají nektar z rostlin, jejichž nektar je jim díky morfologii květu (např. s dlouhou korunní trubkou) těžko dostupný. Aby drvodělky získaly hluboko uložený nektar, do korunní trubky prokoušou z boku otvor, odkud jazykem dosáhnou ke kýžené tekutině. Rostlina tak zůstane neopylena.

Vliv rozdílných životních strategií na polinační efektivitu a potravní chování samců a samic drvodělek

Životní strategie samců a samic drvodělek se značně liší, což značně ovlivňuje jejich potravní spektrum a polinační efektivitu. Samice budují hnízdo a věnují se péči o potomstvo. To znamená intenzivní sběr pylu, nektaru a oleje. Pyl a nektar předkládají larvám ve formě pylových bochánků (Waser a kol. 1996). Oba rostlinné produkty však potřebují i pro sebe: pyl, který je bohatý na proteiny a enzymy, zejména na vývoj ovarii a nektar jakožto zdroj energie. Olej sbírají k impregnaci stěn chodbiček hnízda.

Samci se o potomstvo ani o hnízdo nestarají. Jejich snahy se zaměřují na oplodnění samice, případně obhajobu teritoria bohatého na zdroje potravy. U drvodělek rodu *Xylocopa* jsou pářící strategie výrazně druhově specifické (Gerling a kol. 1989, Michener 1990, Minckley 1994). Obecně však bývají děleny do tří základních samčích strategií (Alcock, Smith 1978, Eickwort a Ginsberg 1980, Sugiura 2008), přičemž ke dvěma z nich jsou samci přizpůsobeni i výraznými morfologickými adaptacemi, podle nichž můžeme představitele dané strategie rozpoznat: 1) *neteritoriální patrolling*, kdy samec hledá poletováním nízko nad zemí rostliny bohaté na nektar, samici a místo pro stavbu hnízda, avšak nalezené zdroje, samici ani hnízdo poté aktivně nebrání. 2) *obrana hnízda a bohatých zdrojů potravy*, kdy samec nalezené zdroje pro samici i samotnou samici uvnitř hnízda aktivně brání. Tito samci mají obvykle malé mesosomální žlázy, zvětšené oči a nejsou výrazněji pohlavně dimorfni (např. *Xylocopa ogasawarensis*). 3) *dispergovaný lek*, kdy samec nehledá samici, ale vybere vhodné místo s bohatými zdroji potravy, většinou keř s větším množstvím nektaronosných květů (Sugiura 2008), které brání a samice si dle tohoto teritoria vybírají samce. Samci vylučují feromony k přilákání samice a mají zvětšené mesozomální žlázy, mají normální oči a jsou sexuálně dimorfni, zpravidla jsou pokryti světlými chloupky sloužícími údajně k termoregulaci a jako vodítko pro samice, které jsou černé (např. u *Xylocopa bombylans* (Leys 2000) či *Xylocopa flavescens*). Samci *Xylocopa aeratus* dokonce mohou vystřídat během svého života všechny tři strategie (Leys 2000).

Jak již bylo řečeno, tyto odlišné životní strategie samců a samic drvodělek mohou mít vliv na spektrum rostlin, které navštěvují. Vysoké nároky kladené na samice v zaopatřování dostatku potravy pro larvy a budování hnízda je činí efektivními opylovači s relativně širokým spektrem navštěvovaných druhů rostlin. Jejich potravní spektrum je u mnoha druhů v mnoha oblastech dobře prostudováno (např. Proctor a kol. 1996, Raju, Rao 2006, Sadeh 2007, Freihart a kol. 2008). Detailní potravní spektrum samců však dosud studováno nebylo.

Jediným známým faktem je, že samci cíleně nesbírají pyl pro potomstvo a navštěvují květy pouze kvůli nektaru pro vlastní výživu (Proctor a kol. 1996, Raju, Rao 2006). Rozdíl oproti samicím však byl zaznamenán v době strávené na květu. Na květech těch rostlin, jež jsou pro obě pohlaví zdrojem nektaru, tráví samci průkazně kratší dobu než samice, protože se věnují pouze sběru nektaru, zatímco samice nektaru i pylu. Přinejmenším některé druhy také zalétávají do prokazatelně větších vzdáleností než samice (Zhang a kol. 2009, Pasquet a kol. 2008), zřejmě proto, že nejsou vázáni návraty do hnízda. To však bude zřejmě úzce souviset s pářicí strategií druhu.

Moje práce je zaměřena na polinační biologii drvodělky *Xylocopa flavescens* v kamerunských horách Bamenda Highlands. Z terénních pozorování vyplývá, že tento druh drvodělky patří společně se strdimily na studované lokalitě k dominantním velkým opylovačům. Cílem práce je zjistit šíři potravního spektra této drvodělky na studované lokalitě. Dále srovnám a zjistím konkrétní rozdíly mezi jednotlivými samci a samicemi ve spektru navštěvovaných druhů rostlin a v množství přenášeného pylu detailní analýzou pylu na každém jedinci, čímž také zjistím potenciální míru specializovanosti jedinců. Údaje o rostlinách navštěvovaných samci budou vůbec prvními publikovanými údaji o potravním spektru samců drvodělek. Nakonec srovnám své výsledky s výsledky získanými terénním pozorováním této drvodělky na studované lokalitě. Celá práce přispěje k dalšímu odkrytí vztahů ve společenstvech rostlin a jejich opylovačů v horách západní Afriky.

Metodika

Studovaná lokalita

Materiál byl sbírán v horské oblasti Bamenda Highlands, severně od vesnice Big Babanki v Kamerunu (N 6° 5', E 10° 18', 2200 m n.m.). Jde o mozaikovitou krajinu s fragmenty mlžného horského lesa, mýtinami dominovanými expanzivní hasivkou orličí (*Pteridium aquilinum*), submontánními trávníky udržovanými příležitostnou pastvou a druhově pestrými pásy křovin a nízkých stromů převážně kolem potoků. V horách Bamenda Highlands již několik let probíhá mezioborový projekt, jehož hlavním cílem je studovat vztahy mezi ptačími a hmyzími opylovači a jejich hostitelskými rostlinami (např. Janeček a kol. 2007, Janeček a kol. 2011, Riegert a kol. in press) a tato práce je jeho součástí. Z opakovaných několikaletých terénních pozorování vyplývá, že drvodělky, a zejména nejhojnější druh *Xylocopa flavescens*, jsou vedle strdimilů důležitou skupinou velkých opylovačů (např. Janeček a kol. 2007).

Studovaný druh

Studovaným druhem je drvodělka *Xylocopa (Xenoxycopa) flavescens* (velikost 1,5-2 cm). Tento druh samotářských včel si buduje hnízdo v podobě chodbiček zakončených buňkou pro vývoj larev převážně v suchých kmenech či větvích.

Druh je výrazně sexuálně dimorfní, samci jsou pokryti souvislou vrstvou zlatožlutých chlupů sloužících zřejmě k termoregulaci zejména při dlouhých vznášivých letech, např. při námluvách, a zřejmě také jako vizuální vodítko pro samici (Minckley a kol. 1991), která je celá černá s výrazně žlutým pruhem na hrudi a prvním zadečkovém článku. Samci jsou teritoriální. Zaujímají strategii dispergovaného leku, kdy si samice vybírá samce dle jeho teritoria, je jím následně oplodněna a zakládá hnízdo. Samec láká samice vznášivým letem nad vybraným bohatým zdrojem nektaru.

Samci a samice mají odlišné potravní chování související s péčí o potomstvo, což by mohlo souviset i s preferencí navštívených květů odlišných druhů rostlin, konkrétní rozdíly jsou předmětem této studie, stejně jako zjištění zda se jedná o polylektický či oligolektický druh.

Sběr materiálu

Materiál byl sbírán od listopadu do ledna v letech 2007-2010. Drvodělky byly odchyťvány entomologickou sítíkou obvykle přímo při sběru potravy a uloženy do 50% denaturovaného lihu. Mezi odchyty jednotlivých zvířat bylo veškeré vybavení očištěno kvůli minimalizaci kontaminací (Dafni a kol. 2005). Prašníky pro tvorbu srovnávací sbírky pylu byly kvantitativně sbírány ze všech hojnějších druhů kvetoucích rostlin na lokalitě. Prašníky byly opět uloženy v 50% lihu.

Acetolýza pylu

K separaci pylových zrn od ostatních organických komponent ve vzorku a vyčištění samotného pylu slouží acetolýza. Jde o postupné vystavování vzorků účinkům různých chemikálií (zejména acetylační směsi), jimiž se vzorek při vysokých teplotách promývá. Po acetolýze jsou na povrchu čistých zrn jasně diferencované charakteristické určovací znaky.

Vzorky pylu pro tvorbu srovnávací pylové sbírky jsem připravovala pomocí standardní metodiky acetolýzy využívané palynology (Berglund 1991, Pokorný, osobní sdělení). Při optimalizaci metodiky pro separaci pylu z drvodělek a jeho přípravu k analýzám jsem však zjistila, že celková výtěžnost pylu je velmi malá, protože velká část vzorku je ztracena při jednotlivých dekantacích. Metodika byla proto významně modifikována a testována, konkrétně v délce a způsobu centrifugace a způsobu dekantace. Výsledné protokoly jsou popsány níže.

Tvorba srovnávací pylové sbírky

Postup práce:

- 1) protřepání vzorku s prašníky a převedení do 10ml centrifugační zkumavky, doplnění destilovanou vodou; centrifugace – 6000 ot. / 10 min, dekantace
- 3) přidání 8 ml 10% KOH, vaření ve vodní lázni (100°C) 10 min; centrifugace – 6000 ot. / 10 min, dekantace
- 5) přidání 8 ml destilované vody; centrifugace – 6000 ot. / 10 min, dekantace
- 7) přidání 8 ml 99% kyseliny octové; centrifugace – 6000 ot. / 10 min, dekantace
- 9) zalití vzorku 8 ml acetylační směsí, vaření ve vodní lázni (100°C) 7 min; centrifugace – 6000 ot. / 10 min, dekantace

- 11) přidání 8 ml destilované vody; centrifugace – 6000 ot. / 10 min, dekantace
- 13) zalití pylového peletu glycerolem, promíchání
- 14) tvorba pylových preparátů
- 15) zhotovení fotografií jednotlivých druhů pylových zrn

Analýza pylu na opylovačích

Pyl z jednotlivých exemplářů byl pečlivě setřen pod binolupou preparační jehlou na Petriho misce (Dafni a kol. 2005). Vše se odehrávalo ponořené v lihu, kterým byla ještě každá část těla pečlivě opláchnuta. Veškerý líh s pylem včetně lihu, ve kterém byl exemplář uchovávan v transportní nádobce, byl převeden do odměrného válce, doplněn vždy na 50 ml, vzorek byl řádně promíchán a poté byl opatrně převeden do centrifugačních zkumavek a připraven k acetolýze. U všech drvodělek bylo vždy manipulováno se stejným množstvím zkumavek (8), do kterých bylo vždy rovnoměrně rozděleno stejné množství lihu s veškerým setřeným materiálem.

Modifikace acetolýzy:

K co nejefektivnějšímu uchycení pylového materiálu na dně zkumavek a k minimalizaci ztrát pylových zrn při dekantacích byla doba centrifugace prodloužena na celkový čas 30 minut a byla prováděna ve vertikálním i v klasickém rotoru. Ruční dekantace byla nahrazena efektivnější dekantací pomocí vývěvy.

Modifikovaná acetolýza:

Postup práce:

- 1) líh s pylem setřený z opylovače byl převeden do 10ml centrifugačních zkumavek a dolit destilovanou vodou na 8 ml; centrifugace ve vertikálním rotoru 4000 ot. / 10 min, následná centrifugace v běžném rotoru 8000 ot. / 20 min, dekantace pomocí vývěvy
- 2) zalití vzorku 8 ml 10% KOH, vaření ve vodní lázni (100°C) 10 minut; centrifugace ve vertikálním rotoru 4000 ot. / 10 min, následná centrifugace v běžném rotoru 8000 ot. / 20 min, dekantace pomocí vývěvy
- 3) přidání 8 ml destilované vody; centrifugace ve vertikálním rotoru 4000 ot. / 10 min, následná centrifugace v běžném rotoru 8000 ot. / 20 min, dekantace pomocí vývěvy

- 4) zalití vzorku 8 ml 99% kyseliny octové; centrifugace ve vertikálním rotoru 4000 ot. / 10 min, následná centrifugace v běžném rotoru 8000 ot. / 20 min, dekantace pomocí vývěvy
- 5) zalití vzorku 8 ml acetylační směsi, vaření ve vodní lázni (100°C) 7 minut; centrifugace ve vertikálním rotoru 4000 ot. / 10 min, následná centrifugace v běžném rotoru 8000 ot. / 20 min, dekantace pomocí vývěvy
- 6) přidání 10 ml destilované vody; centrifugace ve vertikálním rotoru 4000 ot. / 10 min, následná centrifugace v běžném rotoru 8000 ot. / 20 min, dekantace pomocí vývěvy
- 7) zalití pylového peletu glycerolem, důkladné promíchání
- 8) tvorba pylových preparátů

Kvantifikace pylu na opylovačích

Ve fázi konečného promytí vzorku destilovanou vodou, byl obsah jedné zkumavky řádně promíchán, aby byla pylová zrna rovnoměrně rozptýlena a pak jsem pomocí kapátka přenesla malé množství (jednu až dvě kapky) z této zkumavky na haemocytometr (známý také jako počítací sklíčko či buňka).

Počítání pylových zrn na haemocytometru probíhalo pod světelným mikroskopem. Díky přesně známému objemu tekutiny, který v sobě haemocytometr udrží (nadbytečná tekutina je odvedena vybroušenými odvodnými kanálky) a díky přesně známému počtu čtverců mřížky a jejich velikosti, lze množství pylových zrn na mřížce extrapolovat pro celý vzorek (Dafni a kol. 2005). K tomuto výpočtu jsem objem mého vzorku (10 ml) vydělila objemem buňky ($= 3,2 \text{ mm}^3$) a vynásobila počtem pylových zrn obsažených na mřížce. Výsledkem je množství pylových zrn v 10 ml vzorku. Tuto hodnotu vypočtenou pro 10 ml, jsem pak ještě vynásobila deseti, čímž jsem ji převedla na standardních 100 ml a tyto hodnoty (vypočtené pro 100 ml) vstupovaly do analýz.

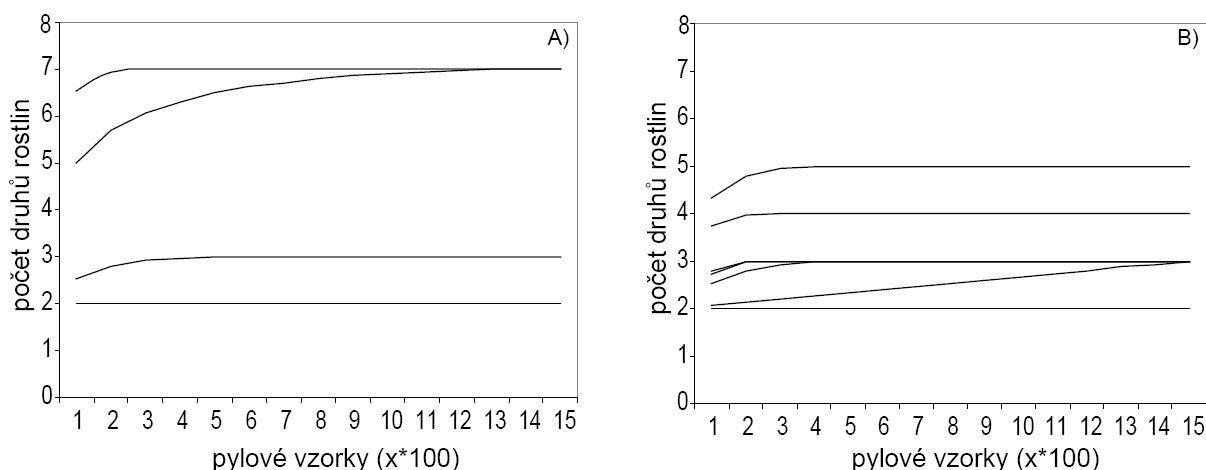
Determinace pylu z jednotlivých drvodělek

Po separaci z jednotlivých opylovačů byla pylová zrna determinována na základě vytvořené srovnávací pylové sbírky obsahující pylová zrna 90 druhů rostlin z 24 čeledí (pro přehled druhů rostlin ve srovnávací pylové sbírce a ukázkou fotografií pylových preparátů viz přílohu).

Počet pylových zrn rostlin čeledi *Poaceae* (na jedincích obou pohlaví), které jsou větrosprašné a nejsou tudíž přenášeny hmyzem, byl zvolen jako měřítko potenciální kontaminace. Na jednotlivých drvodělkách bylo zjištěno maximálně 20 zrn/včelu pylových zrn rostlin z čeledi *Poaceae*. Všechny druhy rostlin zastoupené na jednotlivých drvodělkách v menším nebo rovném počtu pylových zrn (20 zrn/včelu) byly proto odstraněny kvůli možnému riziku kontaminace a nevstupovaly do žádných analýz.

Zrna byla determinována pomocí světelného mikroskopu. Vždy byla determinována všechna zrna v zorném poli, zorná pole byla posouvána z jednoho kraje na druhý, aby se zabránilo nenáhodnému výběru determinovaných zrn.

Kvůli stanovení počtu pylových zrn nutného k podchycení dostatečné části druhového spektra navštěvovaných rostlin byl v první fázi determinován pyl na 12 jedincích (5 samců a 7 samic). Zrna byla determinována po stovkách. Pro první analýzy bylo determinováno 1500 zrn na každém jedinci. Po zobrazení saturačních křivek (Mao Tau; EstimateS 8.2.0; Obr.1),



Obrázek1: Znázornění přibývání počtu druhů navštívených rostlin na jedinci s množstvím determinovaných pylových zrn (počítána po stovkách = pylový vzorek). **A)** Samci - Mao Tau saturační křivky pro přibývání druhů (křivka na úrovni dvou druhů platí pro dva samce). **B)** Samice - Mao Tau saturační křivky pro přibývání druhů.

bylo stanoveno, že determinace 1000 zrn z každého jedince zaručí dostatečné pokrytí spektra navštěvovaných druhů rostlin samci i samicemi drvodělek.

Jelikož na drvodělkách byla v průběhu determinace nalezena i zrna, jež nebyla ve srovnávací pylové sbírce, nebylo možné tyto nově nalezené druhy přiřadit k žádnému

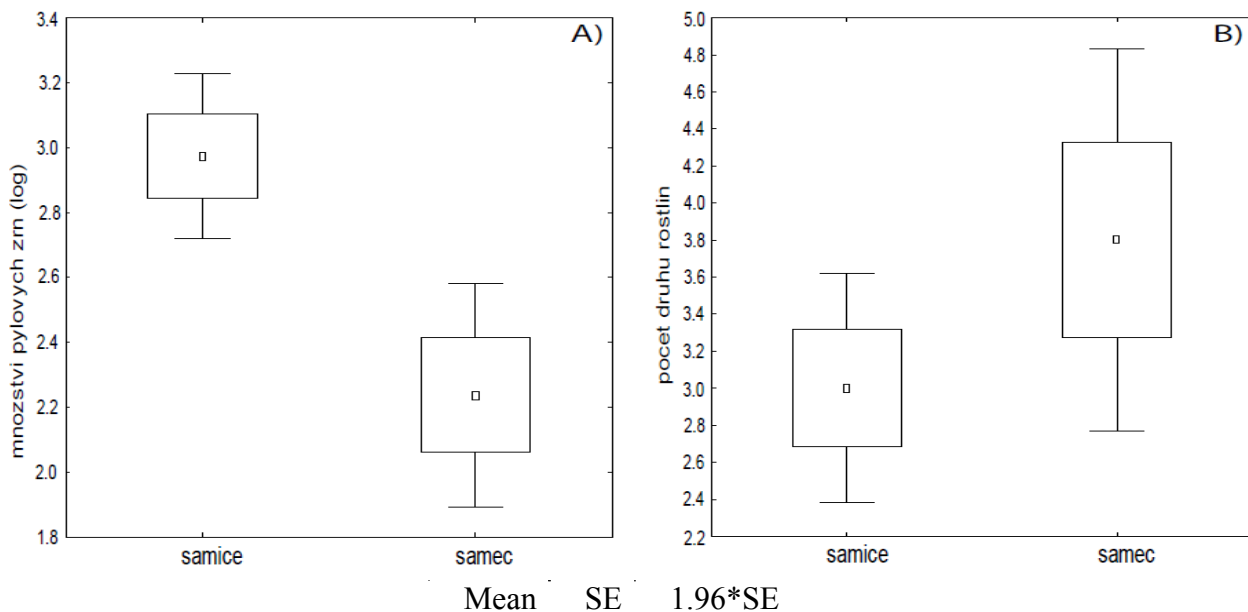
známému druhu, pouze do čeledi, jeden druh zůstal nebylo možné určit ani do čeledi (viz Tab.2). Zároveň samotná srovnávací pylová sbírka obsahuje rostliny, které nebylo možné určit přesně do druhu již při sběru prašníků (např. *Fabaceae* sp., „růžová“, *Vernonia* sp., „hnědočervené květy“ atp., viz Tab.1). Dále nebylo v průběhu determinace možné rozeznat od sebe pylová zrna některých druhů jednoho rodu (např. *Hypericum roeparianum* a *Hypericum revolutum* či *Dissotis bamendae* a *Dissotis ellioti*) a u *Dissotis bamendae*, jež nese dva typy prašníků, nebylo možné rozeznat z jakého typu prašníku zrna pocházejí. V těchto případech proto probíhala determinace pouze na úrovni rodu, tedy *Hypericum* spp., a *Dissotis* spp. V jednom případě se mi nepodařilo identifikovat ani čeleď.

Rozdíly v množství pylových zrn na samcích a samicích a rozdíl v počtu zjištěných druhů rostlin u jedinců obou pohlaví byly testovány dvouvýběrovým t-testem. Rozdíl v počtu navštívených rostlin s nektarem a bez nektaru u samic byl testován párovým t-testem a byla použita logaritmická transformace dat. Výše zmíněné analýzy byly provedeny v programu STATISTICA 9.0®. Srovnání spekter navštěvovaných druhů rostlin mezi jedinci obou pohlaví drvodělek bylo analyzováno kanonickou korespondenční analýzou (CCA). Data, v tomto případě počty druhů pylových zrn na jednotlivých včelách, byla logaritmicky transformována. Monte Carlo permutační test (999 permutací, reduced model, volné permutace) byl použit pro test signifikance vysvětlující proměnné (samec/samice). Pro test variability spektra navštěvovaných druhů rostlin v rámci jednotlivých pohlaví byla použita detrendovaná korespondenční analýza (DCA). Jako druhová data byly použity počty jednotlivých druhů pylových zrn na jednotlivých včelách (Monte Carlo permutační test, 999 permutací, logaritmická transformace druhových dat). Tyto dvě analýzy byly provedeny v programu Canoco for Windows 4.5, vizualizace v Canodraw for Windows (Ter Braak, Šmilauer 2002).

Výsledky

Celkem bylo zpracováno 40 drvodělek *Xylocopa flavescens*, 20 samců a 20 samic. Srovnávací pylová sbírka obsahuje 90 druhů rostlin z 24 čeledí. Na drvodělkách byla zjištěna pylová zrna celkem 54 druhů rostlin. Po vyřazení potenciálně kontaminujících druhů vstupovalo do analýz 21 druhů rostlin (Tab.1), z nichž 9 druhů nebylo předtím obsaženo ve srovnávací sbírce pylu. Fotografie pylu těchto druhů byly zařazeny mezi fotografie srovnávací pylové sbírky. Tyto druhy bylo přesto možné zařadit do čeledí, pouze jeden druh se mi nepodařilo určit ani do čeledi. U jednotlivých druhů rostlin bylo na základě terénních pozorování a dostupné literatury stanoveno, zda jejich květy obsahují nektar a/nebo pyl. Toto bylo ve všech případech možné stanovit i na základě příslušnosti k čeledi (viz Tab. 1). Jediným problémem byly nerozlišitelné druhy *Hypericum roeparianum* (květy obsahují pouze pyl) a *H. revolutum* (květy obsahují pyl i nektar), z terénních pozorování bylo však zjevné, že drvodělky *X. flavescens* navštěvují prakticky výhradně *H. roeparianum* (Janeček a kol. nepublikovaná data), proto vystupoval rod *Hypericum* ve všech analýzách jako druh neobsahující nektar. Květy rodů *Dissotis* a *Hypericum* jako jediné nenabízejí nektar, květy rodu *Dissotis* jako jediné nabízejí i olej.

Samci a samice studované drvodělky se liší v množství přenášeného pylu, na samicích bylo zjištěno větší množství pylových zrn než na samcích ($t = 3,370$, $df = 18$, $p = 0,0034$; Obr.2A). Počtem navštěvovaných druhů na jedince se drvodělky obou pohlaví mezi sebou průkazně neliší ($t = -1,303$, $df = 38$, $p = 0,200$; Obr.2B).

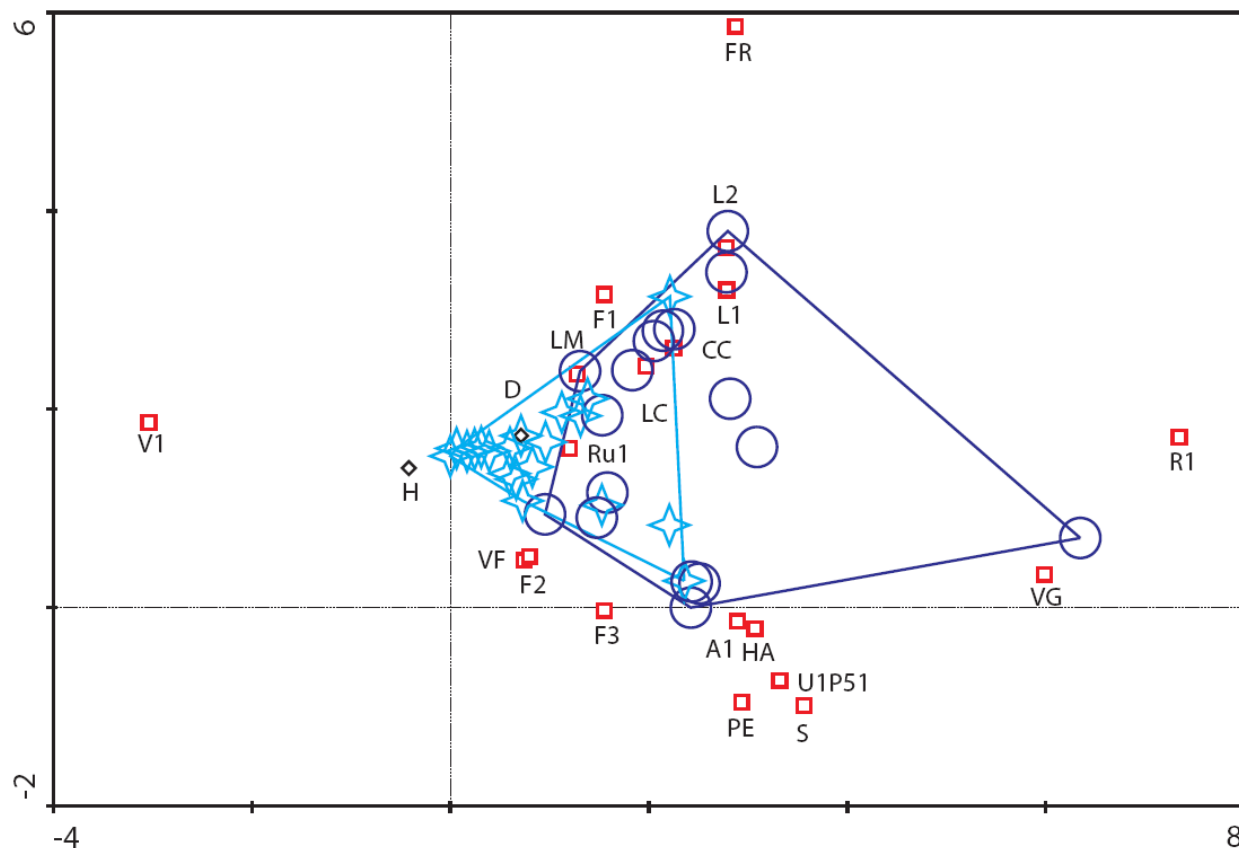


Obrázek 2: **A)** Rozdíl v množství přenášeného pylu mezi samci a samicemi ($t = 3,370$, $df = 18$, $p = 0,0034$). **B)** Srovnání počtu navštěvovaných druhů rostlin na jedince mezi samci a samicemi ($t = -1,303$, $df = 38$, $p = 0,200$).

Tabulka 1: Druhy rostlin zjištěné na drvodělkách

Název	Čeleď	Poskytovaný produkt	Označení druhu v grafech	Přítomnost druhu ve srovnávací pylové sbírce
<i>Acanthaceae</i> sp.1	<i>Acanthaceae</i>	pyl, nektar	A1	ne
<i>Calanchoe crenata</i>	<i>Crassulaceae</i>	pyl, nektar	CC	ano
<i>Dissotis</i> spp.	<i>Melastomataceae</i>	pyl, olej	D	ano
<i>Fabaceae</i> sp.1	<i>Fabaceae</i>	pyl, nektar	F1	ne
<i>Fabaceae</i> sp.2	<i>Fabaceae</i>	pyl, nektar	F2	ne
<i>Fabaceae</i> sp.3	<i>Fabaceae</i>	pyl, nektar	F3	ne
<i>Fabaceae</i> sp. „růžová“	<i>Fabaceae</i>	pyl, nektar	FR	ano
<i>Hypericum</i> spp.	<i>Hypericaceae</i>	pyl	H	ano
<i>Hypoestes aristata</i>	<i>Acanthaceae</i>	pyl, nektar	HA	ano
<i>Lamiaceae</i> sp.1	<i>Lamiaceae</i>	pyl, nektar	L1	ne
<i>Lamiaceae</i> sp.2	<i>Lamiaceae</i>	pyl, nektar	L2	ne
<i>Lobelia columnaris</i>	<i>Campanulaceae</i>	pyl, nektar	LC	ano
<i>Lobelia</i> sp. „malá“	<i>Campanulaceae</i>	pyl, nektar	LM	ano
<i>Pycnostachis eminii</i>	<i>Lamiaceae</i>	pyl, nektar	PE	ano
<i>Ranunculaceae</i> sp.1	<i>Ranunculaceae</i>	pyl, nektar	R1	ne
<i>Rubiaceae</i> sp.1	<i>Rubiaceae</i>	pyl, nektar	Ru1	ne
<i>Solenostemon</i> sp.	<i>Lamiaceae</i>	pyl, nektar	S	ano
U1P51 (neznámý druh)	neznámá čeleď	neznámé	U	ne
<i>Vernonia glabra</i>	<i>Fabaceae</i>	pyl, nektar	VG	ano
<i>Vernonia</i> sp. „hnědočervené květy“	<i>Fabaceae</i>	pyl, nektar	V1	ano
<i>Vigna fischerii</i>	<i>Fabaceae</i>	pyl, nektar	VF	ano

Spektra navštěvovaných druhů rostlin obou pohlaví v rámci druhu se překrývají pouze v menší míře, samci jsou navíc ve svých preferencích variabilnější. DCA ordinační diagram ohraničuje spektra navštěvovaných druhů rostlin samců a samic. (DCA; 1. osa: 17,9% vysvětlené variability, 2. osa: 13,5% vysvětlené variability; Obr.3).

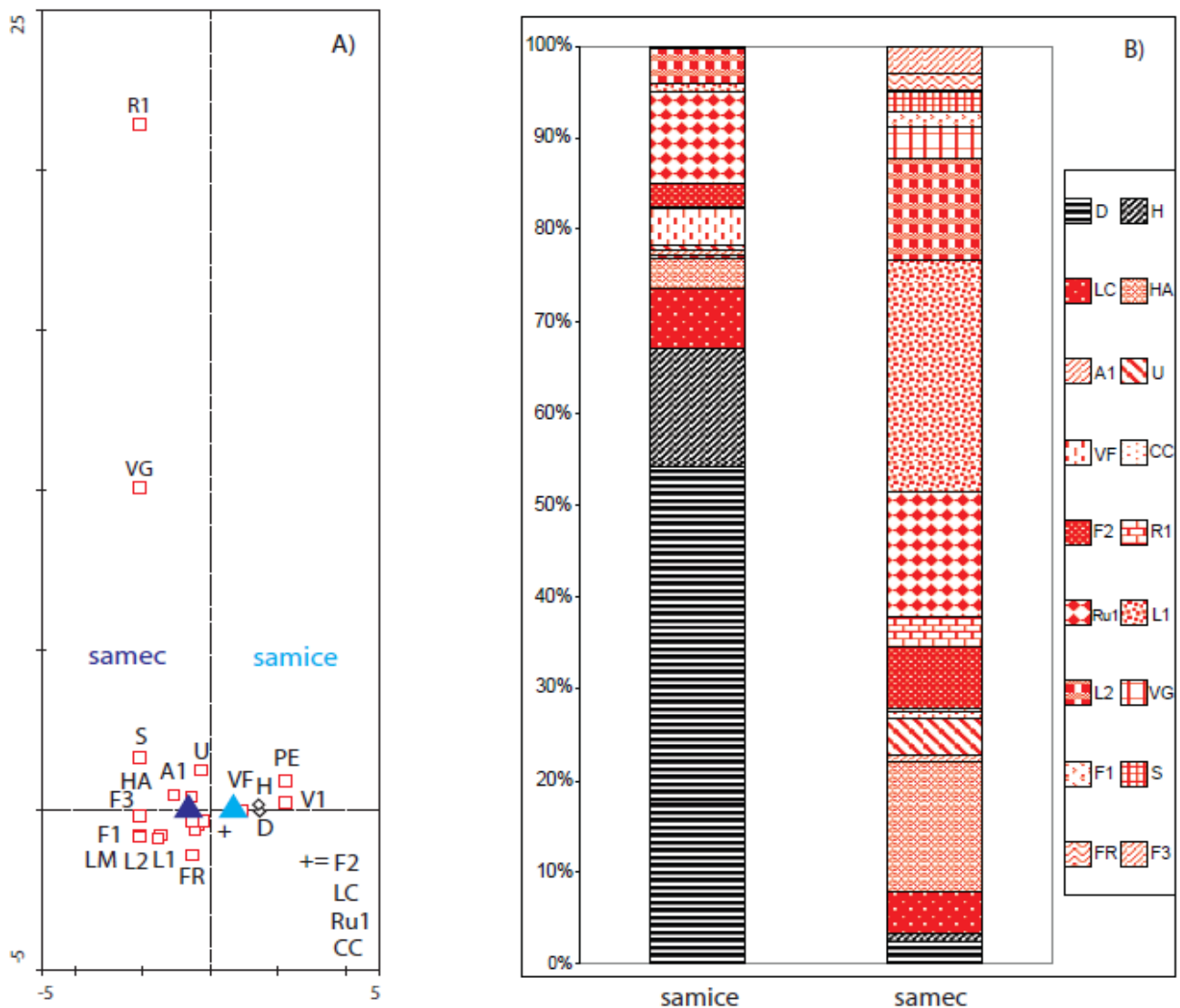


Obrázek 3: DCA ordinační diagram znázorňující spektra navštěvovaných druhů rostlin samci a samicemi. Spektrum samců = tmavěmodrá čára, jednotliví samci = tmavěmodré kroužky; spektrum samic = světlemodrá čára, jednotlivé samice = světlemodré hvězdy. 1. osa: 17,9% vysvětlené variability, 2. osa: 13,5% vysvětlené variability.

Spektrum navštěvovaných druhů rostlin samci a samicemi ukazuje také CCA ordinační diagram preferencí samců a samic drvodělek k jednotlivým druhům rostlin ($F = 3,395$, $p = 0,001$, 1. osa: 8,8% vysvětlené variability; Obr.4 A). Samice mají spektrum užší a navštěvují i rostliny bez nektaru, zatímco samci mají spektrum velmi široké a navštěvují pouze nektaronosné rostliny.

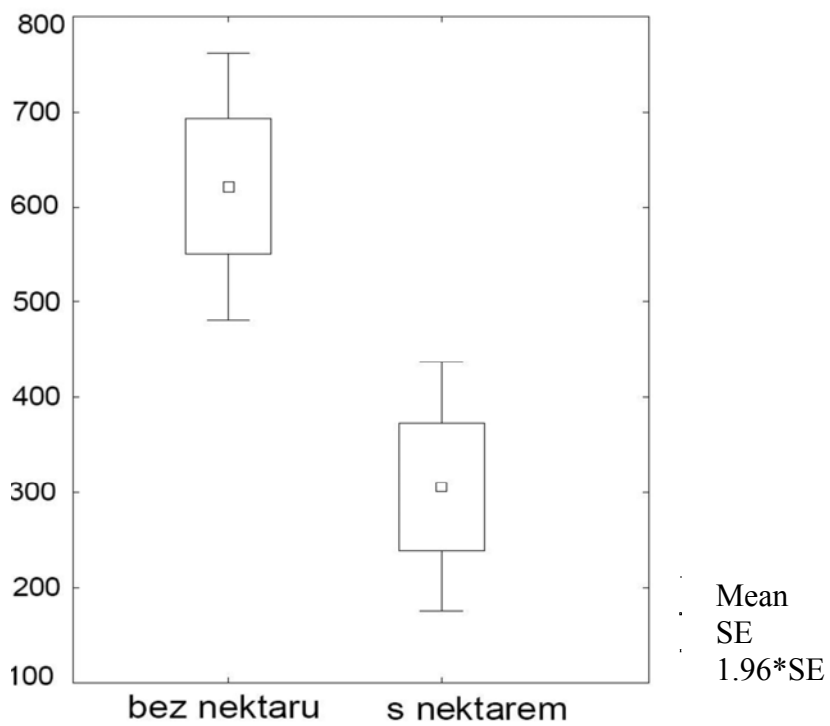
Této skutečnosti odpovídá i grafické znázornění podílu pylových zrn u průměrných samců a samic (Obr.4 B). Důležitým faktorem návštěv rostlin drvodělkami je přítomnost či

nepřítomnost nektaru. Oba rody rostlin nenabízejících nektar (včetně *Dissotis* spp. obsahující i olej) jsou hojně zastoupeny u samic, u samců se téměř nevyskytují.



Obrázek 4: A) CCA ordinační diagram druhů rostlin preferovaných samci a samicemi drvodělek ($F = 3,395$, $p = 0,001$; 1. osa: 8,8% vysvětlené variability). B) Průměrné zastoupení pylových zrn jednotlivých druhů rostlin na samcích a samicích drvodělek. Druhy *Vernonia* sp., „hnědočervené květy“, *Lobelia* sp., „malá“ a *Pycnostachis eminii* nejsou zobrazeny kvůli jejich velmi nízkému zastoupení na studovaných drvodělkách.

Na samicích bylo zároveň zjištěno průkazně více pylových zrn z druhů rostlin nenabízejících nektar než z nektaronosných druhů (párový t-test, $df = 18$, $t\text{-value} = 2,343$, $p = 0,030$; Obr. 5).

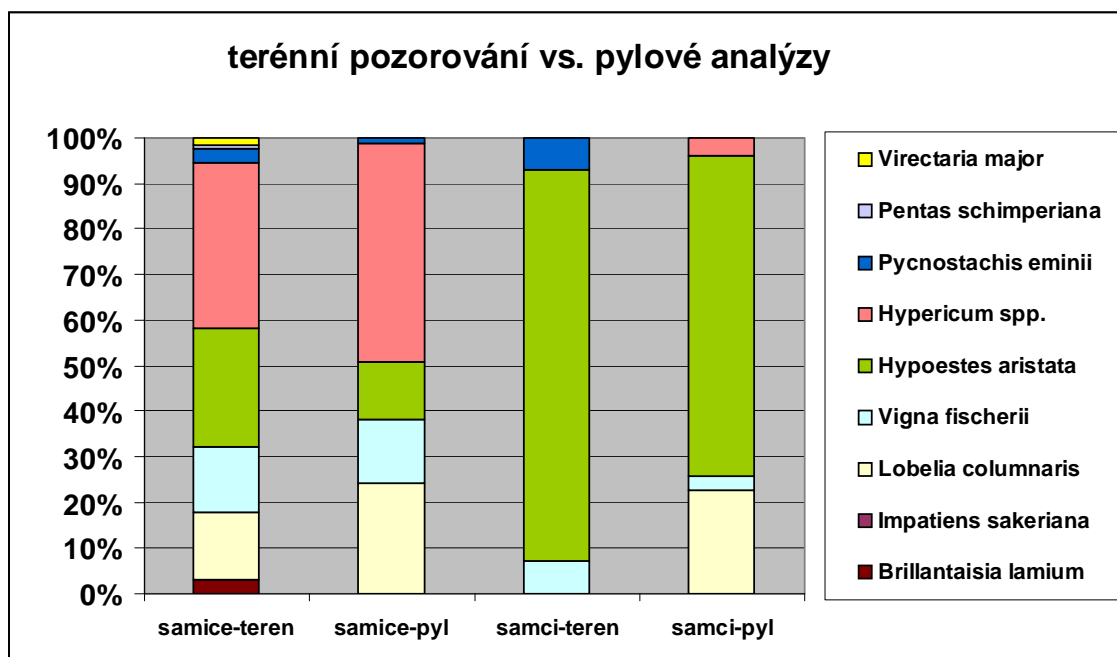


Obrázek 5: Porovnání množství pylových zrn z květů s nektarem a bez nektaru na tělech samic (df = 18, t = 2,343, p = 0,030).

Diskuze

Metody studia

Laboratorních analýz potravních spekter opylovačů s rozvojem polinační biologie přibývá, nicméně terénní pozorování stále z řady pochopitelných důvodů převažuje. Výhodou pylových analýz je relativně přesné podchycení celého spektra navštívených rostlin opylovačem. Komplikace přicházejí ve chvílích kdy jsou studovány palynologicky nezmapované oblasti, neboť zde je nutné samostatně získat vzorky pylu ze všech dostupných kvetoucích rostlin včetně stromů, což bývá většinou dosti nesnadné. Terénním pozorováním sice nelze pokrýt celé spektrum navštívených rostlin opylovačem, na druhou stranu pozorovatel zná sledované druhy a může vidět a srovnávat jejich vlastnosti. Ke své



Obrázek 6: srovnání dvou metodických přístupů - terénního pozorování a pylových analýz - ke studiu navštěvovaných rostlin drvodělkami *Xylocopa flavescens*. Terénní pozorování je vyjádřeno podíly všech záznamů na jednotlivých druzích sledovaných rostlin z celkového počtu záznamů drvodělek, pylové analýzy jsou vyjádřeny počty pylových zrn z jednotlivých druhů sledovaných rostlin na všech jedincích daného pohlaví drvodělek. I přes jinou metodiku vyplývá z obou datových souborů, že ze zahrnutých rostlin samci nejhojněji navštěvují *Hypoestes aristata* a samice *Hypericum roeparianum*, *Hypoestes aristata*, *Vigna fischeri*, a *Lobelia columnaris*.

laboratorní práci jsem měla pro srovnání k dispozici terénní data, která sice nejsou plně srovnatelná s mou studií, protože pokrývají jen velmi úzkou část aktuálně kvetoucích druhů rostlin na lokálně omezeném místě vybíraných s ohledem na strdimily (Tropek a kol. nepublikovaná data, Obr.6), přesto však může být srovnání společných druhů rostlin pro obě studie cenné. Data se vzájemně podírají a doplňují přestože vychází z různých přístupů.

Propojení terénních pozorování a laboratorních analýz je v polinační ekologii žádoucí pro ucelenější a detailnější pohled na fungování polinačních vztahů a případné odhalení netušených specializací. Studie propojující tyto dva přístupy přinášejí zajímavé výsledky. Významnou metodou polinační biologie je rovněž analýza zásob pylu pro výživu larev samotářských včel. Tato metoda nejen že zachytí spektrum navštěvovaných rostlin jednotlivých samic (Burgett 2005), ale také může odhalit eventuální specializace larev (Praz a kol. 2008). Propojením terénního pozorování a laboratorní práce lze také odhalit užší koevoluční specializace rostliny na opylovači (Dafni a kol. 2005).

Spektrum navštěvovaných rostlin

Potravním spektrem samic různých druhů drvodělek se recentně zabývá několik studií, které odhalily, že drvodělky jsou polylektické včely (Burgett 2005, Raju, Rao 2010, Gerling a kol. 1983). Těmto výsledkům odpovídají i výsledky této práce. Ta se navíc zabývá potravním spektrem jedinců obou pohlaví a rozdílů mezi nimi, zatímco ostatní práce jsou většinou zaměřeny pouze na samice nebo na všechny pozorované jedince studovaného druhu společně. Studovaná drvodělka *Xylocopa flavescens* je polylektický druh s relativně širokým spektrem 21 navštěvovaných druhů rostlin.

Detailní pohled na šíři potravního spektra jedinců však ukazuje, že na jednotlivých drvodělkách byl zjištěn pyl jen několika málo druhů rostlin, většinou jeden druh navštěvované rostliny drtivě převažuje nad ostatními druhy. K těmto výsledkům došly i další studie drvodělek. Jednotlivé drvodělky *Xylocopa sulcatipes* se z celkových 59 druhů navštěvovaných druhů rostlin soustředily převážně na 4 konkrétní druhy (Gerling 1983). Samice se v jarním období agregovaly kolem kvetoucí rostliny *Moringa peregrina*, teritoriální samci zase na druh keře, podle kterého si předtím vybrali své teritorium. U drvodělky *Xylocopa tranquebarica* která navštěvuje až 30 druhů rostlin bylo na jednu samici z analýzy pylových bochánků larev zjištěno maximálně 7 druhů, z nichž jeden druh, *Casuarina* sp., mnohonásobně převažoval nad ostatními (Burgett 2005). Samice *Xylocopa micans*, které sbírají pyl z květů až 39 druhů rostlin (Hurd 1978), byly v Arkansasu

pozorovány výhradně na květech dominantní *Dalea purpurea* (Warriner 2010). Má data podobně ukazují odlišnou situaci při detailním pohledu na jedince a jednotlivá pohlaví. Jednotlivé drvodělky z celkových 21 nalezených druhů rostlin průměrně navštěvovali 3-4 druhy rostlin a u samic byla viditelná i tendence navštěvovat stejné druhy rostlin.

K podobným závěrům omezeného počtu navštěvovaných druhů rostlin jedinci jinak polylektických druhů došly i další studie jiných skupin včel (Villabolos, Shelly 1996, Jürgens a kol. 2009). Tyto výsledky odpovídají i recentním trendům polinační biologie diskutujících nadhodnocení generalizace v polinačních systémech (Waser a kol. 1996, Johnson a Steiner 2000). K mým výsledkům je však nutné kvůli metodickým omezením přistupovat opatrně. Vzhledem k tomu, že samice po výletech z hnízda čistí své tělo od pylu při tvorbě bochánků a není známo, kolik pylu na jejím těle zůstane, je možné, že je počet druhů rostlin zjištěných podle rozboru pylu na samicích menší než ve skutečnosti. Pro odhalení těchto vztahů je nutný další výzkum kombinující terénní pozorování značených jedinců, analýzy pylových zrn na samicích ihned po výletu z hnízda a/nebo analýzy pylu v pylových bochánkách.

Rozdíly v potravním chování mezi samci a samicemi

Přestože se průměrný počet navštěvovaných rostlin jednotlivými samci a samicemi drvodělky *X. flavescens* průkazně neliší, ordinační analýzy ukázaly, že samice studované drvodělky obecně navštěvují relativně užší spektrum druhů rostlin než samci. Zaměřují se především na sběr pylu na rostlinách rodu *Dissotis* (*Melastomataceae*) a *Hypericum* (*Hypericaceae*). Jde o jediné zjištěné druhy rostlin, nenabízejících opylovačům nektar. Květy rostlin rodu *Dissotis* navíc obsahují i olej. Počet pylových zrn rostlin rodu *Dissotis* na samicích dokonce drtivě převažoval nad ostatními, což odpovídá i úzkému vztahu mezi jinými druhy drvodělek a rostlinami této čeledi (Gross a kol. 1993, Luo a kol. 2008). Ostatní druhy méně navštěvovaných rostlin obsahovaly kromě pylu i nektar. Jednalo se zejména o rostliny z čeledí *Lamiaceae*, *Fabaceae*, *Rubiaceae* a *Campanulaceae*. Samci nejvíce navštěvovali rostliny z čeledí *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, *Fabaceae* a *Acanthaceae* kvůli sběru nektaru. Nevěnují se sběru pylu, takže prakticky nenavštěvovali rostliny rodu *Dissotis* a *Hypericum*. Z ordinačních diagramů je dále patrné, že samice se celkově shodovaly ve výběru rostlin, zatímco jednotliví samci se ve výběru rostlin individuálně značně lišili a nelze u nich vidět trend podobného chování.

Tyto rozdíly jsou dány odlišnými životními strategiemi, díky nimž se samice soustřeďují na zaopatření potomstva a jsou vázány návraty do hnízda s dostatkem potravy.

Samci sbírají nektar pouze pro sebe. Jsou vázáni na svá teritoria, která brání, proto zřejmě využívají aktuálně dostupné zdroje nektaru, pravděpodobně bez bližší specializace na konkrétní druhy. Srovnání potravních spekter samců a samic drvodělek však zatím neexistují, tyto hypotézy tak nelze podepřít dalšími studiemi. U samců se studie zaměřují na teritorialitu, poměr pohlaví, sexuální chování a obranu hnízda. Teritorialita je sice vztažena ke keři či rostlině, tedy ke zdroji potravy (Sugiura 2008), nicméně to samo o sobě nevypovídá o jejich celkovém potravním spektru.

Přestože jsou potravní preference samců i samic drvodělky *X. flavescens* odlišné, nesmí být opomenut i fakt, že se v několika druzích shodují. Spektrum navštěvovaných druhů rostlin se samozřejmě částečně překrývá. Jedná se o několik druhů rostlin nabízejících nektar, který obě pohlaví využívají. V některých případech jsou jak vztahy mezi samicemi i samci a jimi navštěvovanými rostlinami, tak mezi rostlinami a drvodělkami obou pohlaví natolik intenzivní, že se dá uvažovat o případné užší specializaci vztahu. K tomu jsou však nutné další podrobnější výzkumy. V případě studované drvodělky *Xylocopa flavescens* se lze opřít o několik terénních studií tohoto druhu ve studovaném společenstvu. Dle těchto prací je druh *Hypericum roeparianum* pravděpodobně přímo závislý na opylení přítomnými drvodělkami (Janeček a kol. 2007), z mých pylových analýz i z podrobného terénního pozorování je jasné, že jde v tomto případě právě o samice *X. flavescens*. Z manipulativních experimentů s rostlinami *Hypoestes aristata* vychází najevo, že samci *X. flavescens* jsou klíčovými opylovači tohoto druhu (Padyšáková a kol., nepublikované předběžné výsledky). Na rostlinách rodu *Dissotis* nebyly prakticky pozorováni jiní návštěvníci než samice *Xylocopa flavescens* (Tropek, osobní sdělení). Všechny tyto vztahy však vyžadují další podrobné studium.

Literatura

- Alarcón, R., Riffel, J. A., Davidowitz, G., Hildebrand, J. G., Bronstein, J. L. (2010) Sex-dependent variation in the floral preferences of the hawkmoth *Manduca sexta*. *Animal Behaviour* 80: 289-296
- Alcock, J., Smith, A. P. (1978) Hilltopping, leks and female choice in the carpenter bee *Xylocopa* (*Neoxylocopa*) *varipuncta*, *J. Zool., Lond.* 211: 1-10.
- Berglund, B. E. (1991) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Department of quaternary geology, Lund university, John Wiley & sons.
- Burgett, M., Sukumalanand, P., Vorwohl, G. (2005) Pollen species resources for *Xylocopa* (*Nyctomelitta*) *tranquebarica* (F.), a night-flying carpenter bee (Hymenoptera: Apidae) of Southeast Asia. *ScienceAsia* 31: 65-68
- Dafni, A., Kevan, P. G., Husband, B. C. (2005) *Practical pollination biology*. Cambridge, Ontario, Canada.
- Després, L. (2003) Sex and pollen: the role of males in stabilising a plant-seed eater pollinating mutualism. *Oecologia* 135: 60-66
- Eickwort G.C., Ginsberg, H. S. (1980) Foraging and mating behaviour in Apoidea, *Annu. Rev. Entomol.* 25: 421-446
- Faegry, K., van der Pijl, L. (1966) *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press, New York
- Freihat, N. M, Al-Ghzawi, A. A. M, Zaitoun, S., Alqudah, A. (2008) Fruit set and quality of loquats (*Eriobotrya japonica*) as effected by pollinations under sub-humid Mediterranean. *Scientia horticultrae* 117: 58-62

- Gerling, D., Velthuis, H.H.W., Hefetz, A. (1989) Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*, *Annu. Rev. Entomol.* 34: 163-190.
- Gerling, D., Hurd, P. D., Hefetz, A. (1983) Comparative behavioral biology of two middle east species of carpenter bees (*Xylocopa* Latreille) (Hymenoptera: Apoidea) *Smithsonian contributions to zoology* 369: 1-28
- Gross, C. L. (1993) The Breeding System and Pollinators of *Melastoma* affine (Melastomataceae); A Pioneer Shrub in Tropical Australia. *Biotropica* 25: 468-474
- Heinrich, B. (1976) The foraging specializations of individual bumblebees. *Ecological monographs* 46: 105-128
- Herrera, C. M. (1988) Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35: 95-125
- Hurd, P. D., Jr. (1978) An Annotated Catalog of the Carpenter Bees (Genus *Xylocopa* Latreille) of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Anthophoridae). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 106 pp.
- Inouye, D.W. (1980) The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1252
- Irwin, R. E, Brody, A. K., Waser, N. M. (2001) The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. *Oecologia* 129: 161-168
- Janeček, Š., Hrázský, Z., Bartoš, M., Brom, J., Reif, J., Hořák, D., Bystrůčková, D., Riegert, J., Sedláček, O., Pešata, M. (2007) Importance of big pollinators for the reproduction of two *Hypericum* species in Cameroon, West Africa. *African journal of ecology* 45: 607-613
- Janeček, S., Patáčová, E., Bartoš, M., Padyšáková, E., Spitzer, L., Tropek, R. (2011). Hovering sunbirds in the Old World: occasional behaviour or evolutionary trend? *Oikos* 120: 178-183
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. (2000) Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends Ecol. Evol.* 15: 140-143.

- Jürgens, A., Bosch, S. R., Webber, A. C., Witt, T., Frame, D., Gottsberger, G. (2009) Pollination biology of *Eulophia alta* (Orchidaceae) in Amazonia: effects of pollinator composition on reproductive success in different populations
Annals of Botany 104: 897-912
- Keasar, T., Sadeh A., Shilo, M., Ziv, Y. (2007) Social Organization and Pollination Efficiency in the Carpenter Bee *Xylocopa pubescens* (Hymenoptera: Apidae: Anthophorinae).
Entomol Gener 29: 225-236
- Labouche, A. M., Bernasconi, G. (2010) Male moths provide pollination benefits in the *Silene latifolia*–*Hadena bicurris* nursery pollination system. Functional Ecology 24: 534-544
- Linsley, E. G., MacSwain, J. W. (1985) The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera: anthroporidae). Evolution 12: 219-223
- Levin, D. A. (2000) The origin, expansion, and demise of plant species. Oxford University Press, Oxford
- Leys, R. (2000) Mate locating strategies of the green carpenter bees *Xylocopa* (*Lestis*) *aeratus* and *X. (L.) bombylans* J. Zool., Lond 252: 453-462
- Luo, Z., Zhang, D., Renner, S. S. (2008) Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. Functional Ecology 22: 794-800
- MacArthur, R. H., Pianka, E. R. (1966) On optimal use of patchy environment. American naturalist 100: 603-609
- Macek, J., Straka, J., Bogusch, P., Dvořák, L., Bezděčka, P., Tyrner, P. (2010) Blanokřídli České Republiky I., Academia

- Michener, C.D. (1990) Castes in Xylocopine bees, in: W. Engels (eds): Social insects, an evolutionary approach to castes and reproduction, Berlin Springer Verlag, p. 123-146
- Minckley R.L., Buchmann, S.L., Wcislo, W.T. (1991) Bioassay evidence for a sex attractant pheromone in the large carpenter bee *Xylocopa varipuncta* (Hymenoptera: Anthophoridae), J. Zool. Lond. 224: 285-291
- Minckley R.L. (1994) Comparative morphology of the mesosomal 'gland' in large carpenter bees (Apidae: Xylocopini), Zool. J. Linn. Soc. 53: 291-308.
- Ne'eman, G., Shavit, O., Shaltiel, L., Shmida, A. (2006) Foraging by Male and Female Solitary Bees with Implications for Pollination. Journal of Insect Behavior 19: 383-401
- Olesen, M., Jordano, P. (2002) Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. Ecology 83: 2416-2424
- Pasquet, R. S., Peltier, A., Hufford, M. B., Oudin, E., Saulnier, J., Paul, L., Knudsen, J. T., Herren, H. R., Gepts, P. (2008) Long-distance pollen flow assessment through evaluation of pollinator foraging range suggests transgene escape distances. PNAS 105: 13456-13461
- Praz, Ch. J., Muller, A., Dorn, S. (2008) Host recognition in a pollen-specialist bee: evidence for a genetic basis. Apidologie 39: 547-557
- Proctor, M., Yeo, P., Lack, A. (1996) The natural history of pollination. Timber press, Portland, Oregon
- Raju, A. J., Rao, S. P. (2006) Nesting habits, floral resources and foraging ecology of large carpenter bees (*Xylocopa latipes* and *Xylocopa pubescens*) in India. Current Science 90: 1210-1217
- Riegert, J., Fainová, D., Antczak, M., Sedláček, O., Hořák, D., Reif, J., Pešata, M. (in press). Food niche differentiation in two syntopic sunbird species: a case study from the Cameroon Mountains. Journal of Ornithology.

Roulston T. (2005) Pollen as a reward. In: Dafni, A., Kevan, P. G., Husband, B. C. (eds): Practical Pollination Biology, Enviroquest, Ltd., Cambridge, Ontario, Canada, p. 236-260

Sadeh, A., Shmida, A., Keasar, T. (2007) The Carpenter Bee *Xylocopa pubescens* as an Agricultural Pollinator in Greenhouses. *Apidologie* 38: 508-517

Sugiura, S. (2008) Male territorial behaviour of the endemic large carpenter bee, *Xylocopa* (*Koptortosoma*) *ogasawarensis* (Hymenoptera: Apidae), on the oceanic Ogasawara Islands *Eur. J. Entomol.* 105: 153-157

Ter Braak, C. J. F., Šmilauer, P. (2002) CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power (Ithaca NY, USA), 500 pp.

Warriner, M. D. (2010) A Range Extension for the Large Carpenter Bee *Xylocopa micans* (Hymenoptera: Apidae) with Notes on Floral and Habitat Associations. *Journal of the Kansas entomological society* 83: 267-269

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., Ollerton, J. (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060

Waser, N. M. (1998) Pollination, angiosperm speciation, and the nature of species boundaries. *Oikos* 81: 198-201

Villalobos, E., Shelly, T (1996) Temporal and spatial variation in the foraging behavior of honey bees (Hymenoptera: Apidae) at Chinese violets *Florida Entomologist* 79: 398-407

Zhang, Y. W., Robert, G. W., Wang, Y., Guo, Y. H. (2009) Nectar robbing of a carpenter bee and its effects on the reproductive fitness of *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Plant Ecol* 193: 1-13

Příloha

Tabulka 2: seznam druhů rostlin ve srovnávací pylové sbírce

Název	Čeleď
<i>Adenocarpus mannii</i>	<i>Fabaceae</i>
<i>Ageratum conisoides</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Achyranthes asper</i>	<i>Amaranthaceae</i>
<i>Alectra sessiliflora</i>	<i>Scrophulariaceae</i>
<i>Bartsia mannii</i>	<i>Orobanchaceae</i>
<i>Bidens barteri</i>	<i>Compositae</i>
<i>Bidens mannii</i>	<i>Compositae</i>
<i>Bidens pilosa</i>	<i>Compositae</i>
<i>Bidens</i> spp.	<i>Asteraceae</i>
<i>Brillantaisia lamium</i>	<i>Acanthaceae</i>
<i>Calanchoe crenata</i>	<i>Crassulaceae</i>
<i>Calanchoe laciniata</i>	<i>Crassulaceae</i>
<i>Cerastium</i> spp.	<i>Caryophyllaceae</i>
<i>Clematis simensis</i>	<i>Ranunculaceae</i>
<i>Clematis hirsuta</i>	<i>Ranunculaceae</i>
<i>Comelina camerunensis</i>	<i>Commelinaceae</i>
<i>Crassocephalum ruben</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Crassocephalum bongheyanum</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Crassocephalum vitellinum</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Cyanotis barbata</i>	<i>Commelinaceae</i>
<i>Desmodium rapandum</i>	<i>Fabaceae</i>
<i>Dissotis ellioti</i>	<i>Melastomataceae</i>
<i>Dissotis princeps</i> , krátké prašníky	<i>Melastomataceae</i>
<i>Dissotis princeps</i> , dlouhé prašníky	<i>Melastomataceae</i>
<i>Dissotis</i> sp. "malé květy"	<i>Melastomataceae</i>
<i>Drymaria cordata</i>	<i>Caryophyllaceae</i>
<i>Emilia congueta</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Epilobium salignum</i>	<i>Onagraceae</i>
<i>Fabaceae</i> sp.1	<i>Fabaceae</i>
<i>Fabaceae</i> sp. "růžová"	<i>Fabaceae</i>
<i>Geranium arabicum</i>	<i>Geraniaceae</i>
<i>Geranium mascatense</i>	<i>Geraniaceae</i>
<i>Globimetula oreophylla</i>	<i>Loranthaceae</i>
<i>Gnidia glauca</i>	<i>Thymelaeaceae</i>
<i>Hedbergia abyssinica</i>	<i>Scrophulariaceae</i>
<i>Helichrysum foetidum</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Helichrysum cymosum</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Helichrysum gracile</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Helichrysum odoratisimum</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Hypericum revolutum</i>	<i>Clusiaceae</i>
<i>Hypericum roeparianum</i>	<i>Clusiaceae</i>
<i>Hypoestes aristata</i>	<i>Acanthaceae</i>
<i>Impatiens barteri</i>	<i>Balsaminaceae</i>
<i>Impatiens sakeriana</i>	<i>Balsaminaceae</i>

Čeď	Název
<i>Indigophera</i> spp.	<i>Fabaceae</i>
<i>Ipomea tenuirostris</i>	<i>Convolvulaceae</i>
<i>Isodon ramosissimus</i>	<i>Lamiaceae</i>
<i>Lactuca</i> sp. "s ostrýma ušíma listů"	<i>Asteraceae</i>
<i>Lagera allata</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Leguminosae</i> sp.1	<i>Leguminosae</i>
<i>Leguminosae</i> sp.2	<i>Leguminosae</i>
<i>Leguminosae</i> sp.3	<i>Leguminosae</i>
<i>Leonotis</i> spp.	<i>Lamiaceae</i>
<i>Lobelia columnaris</i>	<i>Campanulaceae</i>
<i>Lobelia heyeana</i>	<i>Campanulaceae</i>
<i>Melastomataceae</i> sp."růžovo-fialová u potoka"	<i>Melastomataceae</i>
<i>Mikania cordata</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Pavonia</i> sp.1	<i>Malvaceae</i>
<i>Pavonia</i> sp. "trojúhelníkovité listy"	<i>Malvaceae</i>
<i>Pavonia urens</i>	<i>Malvaceae</i>
<i>Pentas schimperiana</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Phyllanthus mannianus</i>	<i>Euphorbiaceae</i>
<i>Physalis peruviana</i>	<i>Solanaceae</i>
<i>Piper capense</i>	<i>Piperaceae</i>
<i>Platostoma rotundifolium</i>	<i>Lamiaceae</i>
<i>Plectranthus peulhorum</i>	<i>Lamiaceae</i>
<i>Plectranthus</i> sp.1	<i>Lamiaceae</i>
<i>Psychotria</i> spp.	<i>Rubiaceae</i>
<i>Pycnostachys eminii</i>	<i>Lamiaceae</i>
<i>Rittigynia neglecta</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Sabea brachyphylla</i>	<i>Gentianaceae</i>
<i>Saturea pseudosimensis</i>	<i>Lamiaceae</i>
<i>Saturea punctata</i>	<i>Lamiaceae</i>
<i>Saturea robusta</i>	<i>Lamiaceae</i>
<i>Sida rhombifolia</i>	<i>Malvaceae</i>
<i>Smithia eliotii</i>	<i>Fabaceae</i>
<i>Solenostemon</i> spp.	<i>Lamiaceae</i>
<i>Sonchus angustissimus</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Stellaria</i> spp.	<i>Caryophyllaceae</i>
<i>Trifolium usambarense</i>	<i>Fabaceae</i>
<i>Utricularia scandens</i>	<i>Lentibulariaceae</i>
<i>Utricularia</i> spp.	<i>Lentibulariaceae</i>
<i>Vernonia auriculata</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Vernonia blumeoides</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Vernonia leucocalyx</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Vernonia glabra</i>	<i>Asteraceae</i>
<i>Vernonia</i> sp. "hnědočervené květy"	<i>Asteraceae</i>
<i>Vernonia</i> sp. "tmavěrudé květy"	<i>Asteraceae</i>
<i>Veronica abyssinica</i>	<i>Scrophulariaceae</i>
<i>Vigna fischeri</i>	<i>Fabaceae</i>
<i>Virectaria major</i>	<i>Rubiaceae</i>

Ukázka srovnávací pylové sbírky

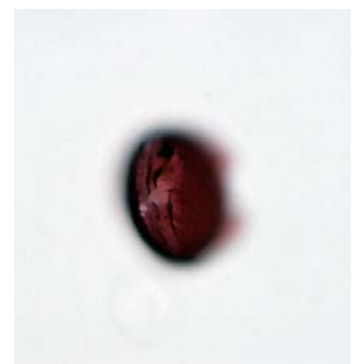
Hypoestes aristata (Acanthaceae)



Brillantaisia lamium (Lamiaceae)



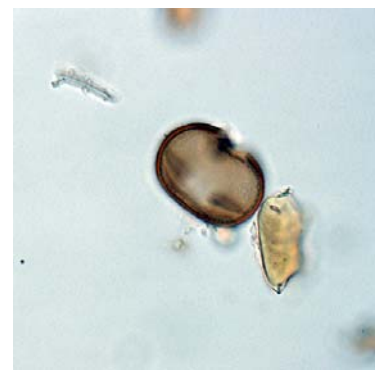
Calanchoe crenata (Crassulaceae)



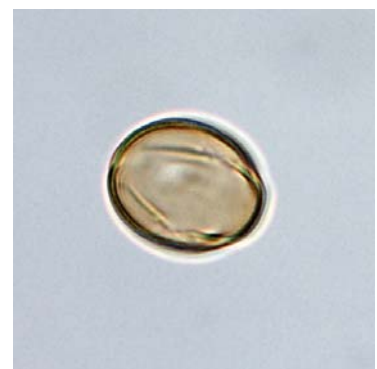
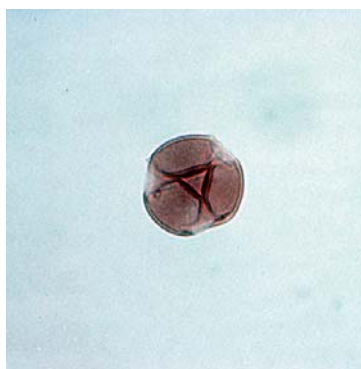
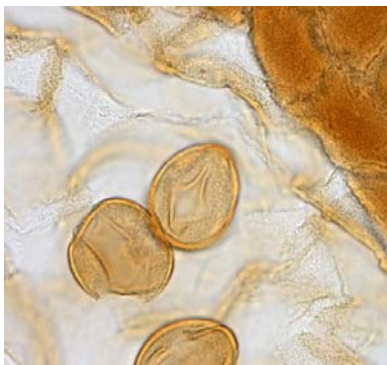
Dissotis spp. (*Melastomataceae*)



Fabaceae sp.1 (*Fabaceae*)



Hypericum spp. (*Hypericaceae*)



Lamiaceae sp.1 (*Lamiaceae*)



Lamiaceae sp.2 (*Lamiaceae*)



Lobelia columnaris (*Campanulaceae*)



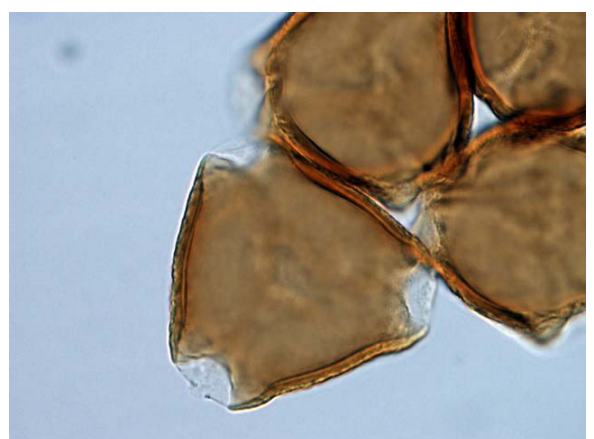
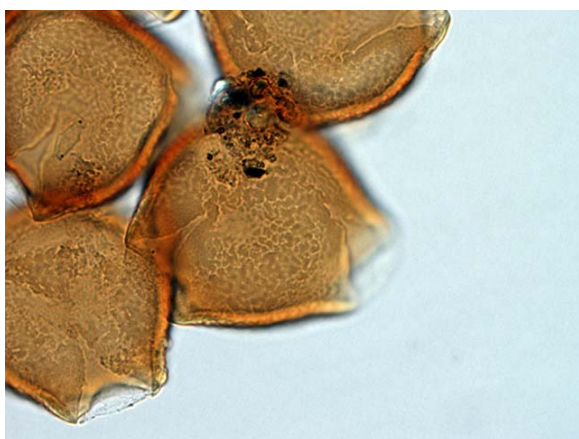
Solenostemon spp. (*Lamiaceae*)



Vigna fischerii (*Fabaceae*)



Fabaceae sp. "růžová" (*Fabaceae*)



Pycnostachis eminii (Lamiaceae)

