

Univerzita Karlova v Praze - Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie



Biotické a abiotické faktory ovlivňující chování včel

Bakalářská práce

Zdislava Žáková

Školitel: Mgr. Jakub Straka

Praha 2008

1. ABSTRAKT.....	4
2. ÚVOD.....	5
2.1. Charakteristika a zařazení včel.....	5
2.2. Samotářské a sociální druhy.....	5
2.3. Cíle.....	6
3. LITERÁRNÍ REŠERŠE.....	6
3.1. Stručná charakteristika sledovaných čeledí.....	6
3.2. Faktory – obecně.....	7
3.3. Teplota.....	8
3.3.1. Partikulární endotermie x ektotermie.....	8
3.3.2. Tělní teplota.....	8
3.3.3. Okolní teplota = teplota vzduchu.....	9
3.3.4. Způsoby zahřívání.....	9
3.3.5. Způsob chlazení.....	10
3.4. Klimatické jevy.....	10
3.5. Parazitismus.....	11
3.6. Výlety.....	12
3.6.1. Sbíráání pylu a nektaru.....	13
3.6.2. Sbíráání rostlinných olejů.....	14
3.6.3. Výběr zdrojů.....	14
3.6.4. Vzdálenost výletů.....	15
3.6.5. Trvání výletů.....	15
3.6.6. Počet buňek za den.....	15
3.6.7. Počet výletů potřebných na jednu buňku.....	16
3.6.8. Zdroje potřebné na jednu buňku.....	16
3.6.9. Transportní kapacita-transport.....	17
3.7. Rostliny a včely.....	18
3.7.1. Interakce rostlin a včel.....	18
3.7.2. Kvetení rostlin.....	18
3.7.3. Toxický pyl.....	18
3.7.4. Samci versus samice.....	18
3.7.5. Rostlinné zdroje.....	19
3.8. Hnízdění a výběr hnízdiště.....	19
3.8.1. Teplota substrátu.....	20
3.8.2. Tvrdost substrátu.....	20
3.8.3. Rostlinný porost.....	20
3.8.4. Blízkost a hojnost zdrojů.....	21
3.8.5. Přítomnost jiných hnízd.....	21
3.9. Základní vzory chování samců a samic.....	21
3.9.1. Chování samců.....	21
3.9.2. Chování samic.....	22
4. DISKUSE A ZÁVĚR.....	23
5. LITERATURA.....	25

Děkuji svému školiteli Mgr. Jakubu Strakovi za trpělivou pomoc při psaní bakalářské práce. Jirkovi za všestrannou pomoc včetně psychické podpory, Láďovi za opravení textu a také Katce za poskytnutí některých článků. Samozřejmě děkuju mé milé rodině za pomoc. A na závěr všem, které jsem sice nejmenovala, ale také si zaslouží mé DÍKY.

1. Abstrakt

Náplní této bakalářské práce je etologie včel v závislosti na abiotických a biotických faktorech. Je zaměřena především na tři čeledi včel: Halictidae, Colletidae a Andrenidae. Většina včel patřících do těchto čeledí jsou samotářské druhy, mají tedy podobné chování, které lze velmi dobře porovnávat.

První část je věnována faktorům – především parazitismu, teplotě a dalším klimatickým jevům. Dále jsou rozebrány výlety včel pro zdroje a výběr hnízdiště s faktory, které je mohou ovlivňovat. Nakonec jsou okrajově popsány nejzákladnější vzory chování včel.

Porovnání všech známých a dosud studovaných biotických a abiotických faktorů nám může posloužit jako důležitý vhled do složitosti včelího chování.

Klíčová slova: Colletidae, Halictidae, Andrenidae, opatrování zásob, výlety, parazitismus, hnízdění

Abstract

This bachelor thesis is about influence of abiotic and biotic factors on bee behaviour. My attention is directed to three bee families: Halictidae, Colletidae, and Andrenidae. Solitary nesting is the most common life strategy of bees in these groups, thus their ethology is similar and well comparable among the species.

First part is about factors – in particular parasitism, temperature and climatic factors. Factors, which affect foraging trips and choosing of nest site are reviewed in further part. The most basic models of bee behaviour are described at the end. Comparison of all known and so far studied biotic and abiotic factors can show important view to the complexity of the bee behaviour.

Key words: Colletidae, Halictidae, Andrenidae, provisioning, trips, parasitism, nesting

2. Úvod

2.1. Charakteristika a zařazení včel

Včely patří do řádu Hymenoptera, podřádu Apocrita a do nadčeledi Apoidea, což je monofyletická skupina zahrnující krom včel také kutilky (“Spheciformes“). Včely a medovosy přešly z původně dravého způsobu života na sběr pylu a nektaru (Dvořák and Straka, 2007). Jsou to tedy důležití opylovači mnoha ekologických regionů na světě (Greenleaf et al., 2007). Celosvětově je odhadováno více než 20 000 druhů včel. Včely řadíme do 7 čeledí, z nichž budou blíže probrány tři (Andrenidae, Colletidae a Halictidae). Včely můžeme dělit podle délky ústního ústrojí na Long-tongued bees (včely s dlouhým ústním ústrojím) a Short-tongued bees (s ústním ústrojím krátkým). Všechny výše uvedené zájmové čeledi patří do skupiny Short-tongued bees.

2.2. Samotářské a sociální druhy

U včel nacházíme druhy samotářské a druhy s různou mírou sociality. Většina včel ze tří výše uvedených čeledí jsou včely **samotářské** (Ne’eman et al., 2006). Samice samotářských včel si sama staví hnízdo. Pro své potomky v něm vytváří buňky, které zásobuje (Wcislo and Cane, 1996). Na každou zásobovanou buňku naklade vajíčko. Samotářské včely často tvoří agregace, kdy na jednom území hnízdí větší počet samic (Cane, 1991), ale každá samice buduje vlastní hnízdo (Michener, 1974). Agregace hnízd vzniká díky nenáhodnému rozmístění vhodných podmínek prostředí jako jsou např. dostupnost zdrojů, vhodný substrát pro hnízdění apod. Samotářské včely žijí většinou pouze jednu sezónu, velkou část svého života stráví v zemi jako nedospělá stadia (Michener, 1974). Některé druhy začínají brzy z jara shánět potravu pro své potomky a páří se. Jiné druhy se páří na podzim a pro zásoby vyletují na jaře, či dokonce až v létě dalšího roku.

Kromě samotářských včel nacházíme včely sociální. Socialita může mít různý stupeň - od **komunality**, kdy socialita spočívá pouze v tom, že nepříbuzné samice sdílí jeden společný vchod do hnízda (Ward and Kukuk, 1998; Paxton and Tengö, 1996). Jejich životní strategie je jinak stejná jako u samotářských včel, kdy každá samice staví a zaopatřuje vlastní buňky (Giovanetti et al., 1999). Komunalita často vyžaduje kombinaci vysoké kooperace a nízké agrese (Paxton et al., 1999). Díky společné stavbě hnízda samice ušetří čas a energii při kopání, obzvláště pokud je substrát tvrdší (Brockmann, 1979). Společný vchod navíc zamezuje přístupu nepřítelům zvenčí (Rosenheim, 1990). Další stupeň sociality je

kvazisocialita. Samice si navzájem pomáhají při stavbě hnízd a zásobování buněk – nerozlišují vlastní buňky, avšak každé samici se normálně vyvíjejí ovaria. **Semisocialita** se už podobá eusocialitě, neboť se zde vyskytuje dělba práce mezi sousedy (Giovanetti et al., 1999). **Eusocialitou** nazýváme společenství mnoha jedinců v jednom hnízdě, kdy přítomní jedinci se společně starají o potomstvo. Společnost hnízda je rozdělena na reprodukující se kastu (královnu) a nereprodukující se kastu (dělnice). U eusociálního hmyzu nacházíme dělbu práce a dochází k překryvu generací (Keller and Chapuisat, 2002).

2.3. Cíle

V následujících částech mé bakalářské práce bude shrnuto co nejvíce faktorů, které ovlivňují chování včel. Podrobněji se budu zabývat především teplotou, parazitismem, také se budu věnovat hnízdění, výletům pro potravu a hostitelským rostlinám z hlediska včel i rostlin. Materiálu není mnoho a mnohé články zmiňují téma jen okrajově, proto cíl mé bakalářské práce spočívá v sepsání literárního přehledu, ve kterém shrnu co nejkomplexněji publikované údaje o faktorech, které mohou hrát roli v chování včel.

3. Literární rešerše

3.1. Stručná charakteristika sledovaných čeledí

Andrenidae

Čeď Andrenidae je velká skupina, zahrnující okolo 2 000 druhů (Iwata, 1976). Jejich tělo je většinou tmavě zbarvené, 8 až 17mm dlouhé. Většina včel z této skupiny jsou včely samotářské, každá samice hrabe vlastní hnízdo na horizontálním nebo šikmém terénu (Giovanetti et al, 1999). Hnízdí nejčastěji v zemi. U řady druhů této čeledi byl publikován výskyt hnízdních agregací (Neff and Simpson, 1997).

U této čeledi často nacházíme proterandrii (Paxton, 1991), což znamená, že samčí pohlaví začíná aktivovat dříve než samičí. Jedno vysvětlení pro proterandrii je redukce páření jedinců ze stejného hnízda, tedy mezi příbuznými jedinci (=inbreeding) (Paxton et al., 1999). Pro druhy rodu *Andrena* je charakteristické uzavírání hnízdního vchodu. Před odletem z hnízda vchod řádně zakryje pískem (Wcislo and Cane, 1996), také proto se jí česky říká pískorypka.

Pyl a nektar nosí zvlášť, mají tedy pylové a nektarové výlety oddělené (např. některé druhy rodu *Andrena*), nebo pyl s nektarem míchají (např. *Panurgus*).

Nektar je transportován do hnízda ve volátku a suchý pyl na nohou (Proctor et al., 1996).

Colletidae

Stejně jako výše uvedená čeleď i tato obsahuje většinou samotářské včely, které často hnízdí v agregaci. Tato čeleď zahrnuje 5 podčeledí, 54 rodů a přes 2000 druhů. Vyskytují se po celém světě, ale hlavně v Severní Americe a v Austrálii. Většinou míchají pyl s nektarem, tudíž nemají oddělené pylové a nektarové výlety.

Hnízdo si před letem pro zásoby nezakrývají. Jejich výlety mají často vysokou frekvenci, tzn. že výlety jsou krátké a je jich mnoho během dne (Brockmann, 1979). Hnízdo si staví v zemi, ve stoncích trav či ve dřevě v chodbičkách po dřevokazném hmyzu.

Dvě podčeledi *Euryglossinae* a *Hylaeinae* postrádají vnější sběrací kartáček (*scopa*), který charakterizuje většinu včel a místo toho nosí pyl míchaný s nektarem ve volátku (Jander, 1976; Robertson and Vallespir, 1978). Většina druhů z těchto skupin vytváří tekutou nebo polotekutou pylovou masu, na které se larva vyvíjí. U podčeledi *Xeromelissinae* nacházíme břišní sběraček. U ostatních podčeledí nacházíme sběrací aparát na stehnech a holeních (Straka, 2005).

Halictidae

Čeleď *Halictidae* zahrnuje menší až středně velké včely (4-8mm), obvykle tmavě zbarvené, často kovově lesklé. Čeleď *Halictidae* se dělí do 4 podčeledí, mnoha rodů a asi 3500 druhů.

Většina včel z této čeledi hnízdí v zemi, některé také ve dřevě. V této čeledi nacházíme kromě samotářských včel, hnízdících často v agregaci, také včely různého stupně sociality. Některé druhy mohou být jak samotářské, tak fakultativně sociální. U řady druhů, nejen eusociálních, přezimuje pouze mladá oplodněná samice (Batra, 1987). Je popsáno také 5 rodů kleptoparazitických včel (např. rod *Sphcodes*; Sick et al., 1994).

3.2. Faktory – obecně

Faktory ovlivňující chování jsou vlastně vnější jevy, které se nějakým způsobem dotýkají chování včel. Dělíme je na biotické a abiotické. Mezi biotické faktory zařazujeme parazitismus, dále hostitelské rostliny z různých hledisek (jako je např. kvetení a diverzita

těchto rostlin v okolí hnízdiště) či přítomnost jiných včel (vzájemná kooperace či agrese, usurpace hnízd).

Do abiotických faktorů můžeme zařadit substrát pro hnízdění a klimatické jevy (= teplota, srážky, vítr, sluneční záření).

V následujících kapitolách jsou některé z těchto faktorů rozebrány podrobněji, jiné jsou z důvodu neprobádanosti zmíněny jen okrajově.

3.3. Teplota

3.3.1. Částečná endotermie versus ektotermie

Některé včely jsou tzv. „částečně endotermní“, tzn. že dokážou aktivně ovlivňovat tělní teplotu primárně metabolickým teplem, zatímco včely „ektotermní“ jsou závislé na teple z vnějších zdrojů (Heinrich, 1993). Ektotermní včely však mohou teplotu ovlivňovat pasivně vyhříváním se na slunci a sezením na vyhřátých místech (Olberg, 1959). Včely „částečně endotermní“ jsou schopné kontrolovat a regulovat teplotu létacích svalů před letem, během letu a po skončení letu fyziologickými mechanismy a chováním (Willmer and Stone, 1997), a to i když je sluneční záření slabé či úplně chybí. Endotermie je velmi energeticky nákladná, proto jsou tyto včely endotermní pouze při kritických teplotách a před vylétnutím, kdy se potřebují rychleji zahřát. Ve srovnání s obratlovci ztrácí hmyz teplo rychleji a to z těchto důvodů: mají slabší izolaci a jsou malí, takže mají velký relativní povrch těla, přes který ztrácí teplo (Willmer and Stone, 1997).

3.3.2. Tělní teplota

Včely mohou létat pouze při dosažení určité tělní teploty T_{th} . Tato teplota je závislá na okolní teplotě T_a . Minimální T_{th} se pohybuje mezi 17 až 35,7°C (Např. *Hylaeus ellipticus* (Colletidae) má nejnižší startovací teplotu 23°C, *Dialictus ruidosensis* (Halictidae) 20°C, *Evylyaeus comagenensis* 17°C (Halictidae.), *Andrena thlaspii* (Andrenidae) 21,2°C a *A. frigida* 17,9°C (Bishop and Armbuster, 1999). Může se lišit nejen mezi druhy, ale také mezi jedinci stejného druhu.

Maximální tolerovaná (kritická) tělní teplota se pohybuje u většiny včel mezi 45 až 50°C. Např. *Centris pallida* má kritickou tělní teplotu pohybující se kolem 48-49°C (Chappell, 1984).

Velikost těla spolu s T_a ovlivňuje T_{th} , na které závisí aktivita včel. Mezi T_{th} a velikostí těla nacházíme pozitivní korelaci. Větší jedinci jsou schopni udržovat stálou T_{th} lépe a mohou létat

při T_a nižší (Stone, 1993, Stone and Willmer, 1989), ale naopak při vysoké okolní teplotě se během letu přiblíží k letální teplotě rychleji (Stone, 1993). Je to z důvodu větší ztráty tepla u menších jedinců. Menší jedinci mohou obvykle létat s nižší T_{th} než jedinci větší (Bishop and Armbuster, 1999). Tělní velikost se zvyšuje s nadmořskou výškou – zvyšuje se tedy i T_{th} . Je to morfologická a fyziologická adaptace na nižší T_a (Stone, 1993).

3.3.3. Okolní teplota = teplota vzduchu

Teplota vzduchu je ovlivněna slunečním zářením a větrem, proto při zkoumání vlivu T_a na včely je potřeba zahrnout i tyto faktory. Při měření teploty T_a , do které zakomponujeme i tyto vnější vlivy, se její hodnota více či méně změní a tuto teplotu označujeme jako operativní (environmental) teplotu T_e (Bishop and Armbuster, 1999).

Nejnižší T_e , při které mohou včely létat, jsou např.: pro *Hylaeus ellipticus* (Colletidae) 16,2°C, pro *Dialictus ruidosensis* a *Evylaeus comagenesis* (Halictidae) 17,5°C a 17,0°C, pro *Andrena frigida* a *A. thaspis* (Andrenidae) 11,3°C a 18,5°C.

3.3.4. Způsoby zahřívání:

Warm-up(=zahřívání)

Warm-up je aktivní zvyšování tělní teploty T_{th} , nachází se tedy u částečně endotermních včel. Toto zvyšování teploty se děje dvěma mechanismy: jednak pohybem létacích svalů = svalový třes (Stone and Wilmer, 1989), také díky enzymům ze substrátového cyklu (Surholt and Newsholme, 1981).

Warm-up rates = rychlost zahřátí. Tím rozumíme, jak dlouho trvá zahřátí na minimální T_{th} , při které může jedinec létat. Tato rychlost se liší mezi jednotlivými druhy včel i v rámci jednoho druhu, a to hlavně v závislosti na velikosti jedince. Velikost těla a tím vztah poměru povrch-objem má co dočinění se ztrátou a příjmem tepla. Menší jedinci by se sice měli teoreticky zahřát rychleji, ale jejich ztráta tepla je tak obrovská, že teplo rychleji ztrácí než přijímají (Stone and Willmer, 1989).

Včely přizpůsobené k chladnějšímu prostředí se dokážou zahřát rychleji, než podobné velikostní druhy z teplého prostředí (Stone and Willmer, 1989).

Druhy schopné zahřátí (warm-up) při velmi nízkých okolních teplotách jsou teplotně stresované už při nižších teplotách vzduchu než ostatní včely (Henrich, 1987). Neexistuje univerzální způsob zahřívání. Buď se rychleji zahřejí a pak se i při vyšších teplotách rychleji přehřívají, nebo vysoké teploty snášejí dobře, ale při nízkých se zahřívají pomalu.

Basking (=slunění)

Jak již bylo výše zmíněno, včely potřebují k letu dosáhnout určité tělní teploty. Ektotermní včely dokážou pasivně zvyšovat tělní teplotu a redukovat ztrátu tepla tím, že se vyhřívají na slunci. Také husté ochlupení jim pomáhá snižovat tepelné ztráty (Heinrich, 1993). Vylezou před vchod a přijímají sluneční záření, či usednou někde poblíž na vegetaci nebo listí. Pro efektivnější zahřívání usedají na předmětech, které více pohlcují teplo (např. kameny, Olberg, 1959). Při slunečném dni mohou létat dříve i při nízké teplotě vzduchu (Schönitzer and Klinksik, 1990). Např. *Andrena clarkella* může být aktivní již při teplotě 4°C v případě, že slunce svítí. *A. labiata* potřebuje pro let teplotu vyšší než 18°C (Janvier, 1977).

3.3.5. Způsob chlazení:

Cooling mechanism (=chladičí mechanismy)

Při velmi vysoké teplotě vzduchu dochází u včel k přehřátí a to brání aktivitě včel či může dojít až ke smrti (Schönitzer and Klinksik, 1990). Tomu se snaží včely předejít tím, že přechkají velmi vysoké teploty někde v úkrytu. Některé sociální včely dokáží vyloučit kapičku vody na hrud' a odpařováním vody se ochlazují (Willmer and Stone, 1997). Toto však u samotářských včel nebylo prokázáno, neboť ty nedokážou ztratit vodu při vysoké okolní teplotě (Heinrich, 1993).

3.4. Klimatické jevy

Aktivita včel závisí na klimatických podmínkách, do kterých můžeme zahrnout okolní teplotu (viz kap. 3.3.3.), sluneční záření (viz kap. 3.3.4.), relativní vlhkost vzduchu a rychlost větru (Viscens and Bosch, 2000). Pokud je deštivo nebo fouká silnější vítr, omezují včely svoji aktivitu a zůstávají v hnízdě. Při nečekané změně počasí (silný déšť, kroupy, vítr) vyhledají úkryt pod spadaným listím, pod kameny apod. Obvykle ale tuto změnu počasí dokážou předvídat a včas se ukryjí do svých hnízd (Corbet, 1990).

Osmia cornuta má vysokou toleranci k nevlídným klimatickým podmínkám. Může létat i při silnějším větru a za mírného deště (Viscens and Bosch, 2000).

3.5. Parazitismus

Výrazný biotický faktor, který ovlivňuje chování včel, je parazitismus. Do parazitizmu zahrnujeme také zmocnění se investice, která může být jak do stavění hnízda tak do zásob. Na samotářských včelách parazituje spousta včel a dalšího hmyzu z řádu Hymenoptera, Diptera a Strepsiptera. Mohou parazitovat různými způsoby jako je parazitoidismus, endoparazitismus (Strepsiptera), a kleptoparazitismus (včetně usurpace a kradení zásob). Parazitismus můžeme také rozdělit na vnitrodruhový a mezidruhový. Vnitrodruhový parazitismus je mezi včelami zřejmě hojně rozšířený (Wcislo, 1987; Wcislo and Cane, 1996).

Mezi vnitrodruhový parazitismus patří například **usurpace**, kdy včela vleze do cizího hnízda a přivlastní si ho. Majitelka se hnízda většinou dobrovolně vzdá, ale může dojít i k agresivnímu chování (Wuellner, 1999).

Kleptoparazitismus můžeme vysvětlit jako zmocnění se investice jak do zásob tak do hnízdění. Může být vnitrodruhový i mezidruhový. Včely, které takto parazitují, se nazývají „kukaččí včely“, neboť tento způsob parazitace je u kukaček i včel podobný (Brockmann, 1993). Kleptoparazitické včely (u nás někteří zástupci čeledí Megachilidae, Apidae a Halictidae) se vyvíjejí u svých hostitelských včel. Nestaví tedy hnízdo ani nebudují a nezásobují buňky pro své potomky (Stone, 1993). Kleptoparazitická včela tak ušetří čas a energii, kterou by musela při přípravě hnízda a obstarávání zásob pro potomka vynaložit. Má také větší produkci oocytů, takže není limitována jejich množstvím, které může za den naklást. U pečujících včel je množství produkovaných oocytů korelováno s množstvím pylu, které jsou schopny nasbírat (Wuellner, 1999). Kleptoparazitické včely bývají obvykle menší než pečující včely, neboť nemusí stavět hnízdo a nosit zásoby, tudíž „být velký“ není pro ně výhodou (Wuellner, 1999). Samice vleze do cizího hnízda a naklade vajíčka do jedné nebo několika buněk (Sick et al., 1994). Buňky nemusí být plně zásobené nebo mohou být již zásobené s vyvíjejícím se potomkem hostitele. Tohoto potomka ve stadiu vajíčka či larvy buď samice zničí sama a naklade vlastní vajíčko (Brockmann, 1993), nebo tento proces nechá na svém potomku, který v larválním stádiu zlikviduje hostitele sám (Michener, 1978).

Kradení zásob je dalším možným způsobem jak se zmocnit investice do potomků (Brockmann, 1993). Některé drvodělky (*Xylocopa*) vniknou do cizího hnízda a kradou zásoby pylu z buněk (Mordechai et al., 1978). Dokonce byla pozorována i přímá krádež pylu z nohou některých samotářských včel včelou medonosnou (Thorp and Briggs, 1980).

Další skupinou parazitů jsou **parazitoidi**. Jsou to parazité, kteří v dospělosti žijí volně, ale pro svůj vývoj potřebují hostitele, kterého zabíjejí postupně. Parazitoidy dělíme na

ektoparazity a endoparazity podle toho, zda parazitují vně či uvnitř svého hostitele. U včel se vyskytují parazitoidi ze skupiny Diptera a Hymenoptera (nadčeledi Chalcidoidea, Chrysidoidea a Evanoidea; Pennacchio and Strand, 2005).

Obrana proti parazitům

Včely se brání proti svým parazitům různými způsoby, avšak k přímému kontaktu mezi parazitem a hostitelem většinou nedochází. Brání se tedy spíše pasivně. Hnízdění pod kameny má význam nejen v termoregulaci (Potts and Willmer, 1997), ale také tímto způsobem chrání hnízdo proti nepřátelům zvenčí (Wcislo, 1995). Další možné úkryty hnízd jsou např. v trávě, v prázdné ulitě apod. Uzavírání hnízdního vchodu pískem u rodu *Andrena* a komunální hnízdění, kdy více včel sdílí společný vchod do hnízd (Wcislo, 1995), také můžeme považovat za obranu proti parazitům. Další možnou obranou může být zvýšení frekvence výletů, kdy včely podnikají více kratších výletů a tím snižují riziko parazitismu, poněvadž jsou kratší dobu pryč z hnízda (Neff, 2008), a parazit má tedy menší pravděpodobnost úspěšně napadnout hnízdo v době nepřítomnosti hostitele. Rychlost parazitismu včely také snižují tím, že roztrousí prázdné buňky mezi buňky zásobované (Wcislo and Cane, 1996) a parazit pak má větší práci s nalezením příhodných buněk.

3.6. Výlety

Výlety za potravními zdroji můžeme považovat za nejdůležitější aktivitu samic včel. Fitness samic totiž závisí na kvantitě kvalitních potomků, což souvisí s množstvím zaopatřených buněk.

Mezi faktory, které výlety ovlivňují, patří teplota, sluneční záření, tolerance k větru a srážkám (Corbet, 1990). Výlety pro zásoby mohou být buď pro pyl či nektar zvlášť anebo pro obě složky najednou. Některé včely sbírají i rostlinné oleje (Vogel, 1974). Tyto zásoby uskladňují do buněk, do kterých po dokončení zásobení nakladou vajíčka. Některé druhy včel mohou být přizpůsobené k opatřování zásob za svítání, za šera, později odpoledne či dvakrát za den a jiné dokonce v noci (Wolda and Roubik, 1986). Množství přinesených zásob často souvisí s časovým zahájením a přerušením výletů nebo vyčerpáním nektaru či pylu produkovaného hostitelskou rostlinou (Wcislo and Cane, 1996). Pylová úroda na den je pevně dána, dřívější příchozí mají tedy větší úspěšnost ve výtěžku pylu z rostliny.

První ranní výlety závisejí na teplotě a termoregulaci jedince (Stone, 1994). Větší jedinci mají lepší termoregulaci, a proto mohou vylétnout dříve. Naznačuje nám to také pozorování

dvou druhů včel – *Andrena vaga* a *Colletes cunicularius*. Jsou to samotářské včely, žijící často v agregacích, jsou oligolektické, oba druhy jsou specializované na vrby (*Salix*). *Colletes* je větší včela s ochlupenou hrudí. Díky lepší termoregulaci vylétá brzy a může létat později do odpoledne. *Andrena vaga* vyletuje později a končí s výlety dříve, avšak při jednom výletu dokáže unést až dvojnásobek váhy pylu než *Colletes*. K nošení pylu má totiž aparaturu krom nohou i na hrudi. K zásobování jedné buňky musí *Colletes* nasbírat sedm pylových nákladů, včelám rodu *Andrena* stačí pouze čtyři.

Vrátíme se znovu k velikosti těla, tedy k vlastnosti včel, jenž se promítá v různých faktorech, které nepřímo ovlivňují chování včel. Velikost těla jedince je částečně dána (některé druhy jsou větší než jiné) a částečně je ovlivňována během larválního vývoje vnějšími vlivy, jako je teplota, kvalita a kvantita potravy (Richards and Packer, 1996). U později zásobovaných potomků můžeme pozorovat menší velikost těla, než u potomků zásobovaných dříve (Strickler, 1982).

Větší jedinci mají větší úspěšnost v rozmnožování, při usurpaci, vyšší plodnost a větší potomky (Giovanetti and Lasso, 2005). Mají tedy vyšší fitness (Bosch and Viscens, 2002). Někteří autoři korelaci mezi velikostí těla a plodností popírají (Field, 1996). Velikost těla má také vliv na efektivnost opatrování potravy (Stout, 2000), jelikož větší jedinci mohou létat rychleji, navštívit více rostlin za jednotku času (Pyke, 1978) a mohou unést větší náklad (Klostermeyer et al., 1973). Tyto výhody větších velikostí těla se však týkají jedinců v rámci jednoho druhu.

3.6.1. Sbíráání pylu a nektaru

Včelí samci shánějí potravu pouze pro svoji potřebu, zatímco samice shání potravu také pro své potomky (Ne'eman et al., 2006), které zásobují pylem a nektarem (Willmer and Stone, 1997).

Svým chemickým složením se pyl liší u různých druhů rostlin a pylová zrna jsou velikostně (<40 μ m – >100 μ m) i tvarově variabilní. Díky variabilitě pylových zrn se pylová sklizeň liší mezi různými druhy rostlin a nacházíme specializaci včel na jeden či několik druhů rostlin. Specializací se zvyšuje výtěžek z hostitelské rostliny a tedy efektivnost sběru (Buchmann and O'Rourke, 1991).

Ústní ústrojí může být prodloužené či zkrácené podle toho, zda získávají nektar z květu trubkovitého či mělkého. I mezi Short-tongued bees se tedy vyskytují včely s prodlouženým jazýčkem (Laroca et al., 1989). Váha pylu sbíraného v průběhu dne se nemění, zatímco váha

nektaru se odpoledne zvyšuje (Giovanetti and Lasso, 2005), poněvadž se během dne zvyšuje koncentrace cukru v nektaru (Roubik and Buchmann, 1984).

V horších podmínkách počasí jsou pouze větší samice schopné zásobovat buňky pylem, malé samice sbírají pouze nektar (Stone, 1995).

3.6.2. Sbíráání rostlinných olejů

Včely, které sbírají rostlinné oleje, mají často nápadné kartáče a hřebeny na tarsech zadních nohou a někdy také na zadečkovém sternu. Některé mají nápadně prodloužené přední nohy přizpůsobené ke sbírání olejů (Wcislo and Cane, 1996). Oleje mohou být sbírány k vymazávání buněk, jak je tomu u rodu *Macropis*, nebo jsou společně s pylem a nektarem jsou přidávány do buněk jako výživa pro budoucího potomka (Buchmann, 1987). Oleje jsou kaloricky bohaté a pravděpodobně méně náchylné na bakterie a houby než nektar (Wcislo and Cane, 1996).

Mezi včelami ze skupiny Short-tongued bees existují jen dva rody olejových specialistů a to *Rediviva* a *Macropis* z čeledi Melittidae (Steiner and Whitehead, 1991).

3.6.3. Výběr zdrojů

Podle výběru zdrojů rozdělujeme včely na generalisty a specialisty. Jako generalisty chápeme ty včely, které využívají více typů zdrojů, tedy více druhů rostlin. Naopak specialisté si vybírají užší spektrum zdrojů: málo druhů či jeden rostlinný druh. Výběr hostitelské rostliny je dědičný a rozpoznání této rostliny může být buď vrozené nebo naučené z vůně, ve které se daný jedinec narodil (Linsley, 1978).

Samice specialistů mají morfologické a behaviorální adaptace k efektivnějšímu sbírání pylu z hostitelských rostlin (Wcislo et al., 1994). Generalisté mají výhodu v dostupnosti zdrojů, ale jejich výtěžek není tak efektivní jako u specialistů. Efektivností rozumíme váhu pylu získanou za daný čas v závislosti na množství pylu potřebného k obstarání jedné buňky (Strickler, 1979).

Efektivnost opatřování nektaru závisí hlavně na množství a kalorické hodnotě nasávaného nektaru, průměrném času stráveném na jedné rostlině, trvání letu a na vzdálenosti mezi po sobě jdoucími návštěvami a mezi hnízdem a kvetoucím místem (Harder et al., 2001). Včely, které nachází velké množství zdrojů při výletech pro zásoby, létají na krátké vzdálenosti a mezi jednotlivými návštěvami rostlin mění směr. Na místech s nedostatečným množstvím zdrojů létají delší vzdálenost jedním směrem (Pyke, 1982, Keasar et al., 1996). Při krátkém

handling time (zpracovávací čas) a krátkých vzdálenostech je energetický výtěžek maximalizován (Hordges and Wolf, 1981; Kadmon and Shmida, 1992).

3.6.4 Vzdálenost výletů

Během letové sezóny vyletují včely na bližší či vzdálenější místa pro pyl a nektar. Vzdálenost letu je dána výskytem rostlin, z nichž zmíněné složky sbírají. Generalisté obvykle létají blíže než specialisté, protože si rostlinné druhy nevybírají. Maximální vzdálenost hnízda od potravních zdrojů byla naměřena 150 až 600m. Do hnízda se včely vracejí zpět pomocí „celestial orientation“ (=orientace pomocí oblohy) či pomocí „landmarků“, což jsou různé objekty (např. kameny, spadané listy, vegetace apod.), které slouží k zapamatování si cesty zpět ke hnízdu. Včely tedy mají vizuální paměť a schopnost učit se (Gathmann, 2002). Vzdálenost výletů se zvyšuje se vzrůstající velikostí těla (Greenleaf et al., 2007).

3.6.5. Trvání výletů

Délka trvání výletů závisí především na sklízecích schopnostech včel a hojnosti a diverzitě rostlin v okolí, tedy dostupnosti zdrojů (Neff, 2008). Pokud je málo dostupných zdrojů, včelám trvá déle, než získají pyl. Velikost těla souvisí s maximálním možným nákladem, a tudíž čím jsou včely menší, tím jsou jejich výlety kratší (Gathmann, 2002). Některým druhům stačí pouze dvě minuty a méně na výlet pro pyl (např. *Lasioglossum lusorium*, *Ptilothrix plumata*; Bohart and Youssef, 1976; Schindwein and Martins, 2000). Jiným zas trvá více než hodinu, než se vrátí (někt. druhy *Andrena*, Gebhardt and Röhr, 1987), či dokonce jsou pryč z hnízda kolem dvou hodin (*Eulaema meriana*, Cameron and Ramirez, 2001).

Délka výletů také může souviset s parazitismem. Pokud jsou výlety kratší, potom i čas strávený mimo hnízdo je kratší a parazit má menší šanci napadnout hnízdo v nepřítomnosti včely (Neff, 2008).

3.6.6. Počet buňek za den

Mezi faktory, které ovlivňují počet buněk, jež samice za den obstará, je vedle počasí (Schönitzer and Klinsik, 1990) také dostupnost zdrojů a množství zralých vajíček pro kladení (Neff, 2008).

Vysoká průměrná rychlost dokončení buněk za den (více než 2b /den) není mezi samotářskými včelami běžná a velmi vysoká rychlost (více než 3b /den) se u samotářských včel vyskytuje jen zřídka (Neff, 2008). Většina včel obstará jednu buňku za den, či ještě méně

(Giovanetti and Lasso, 2005), třeba některé druhy z čeledi Andrenidae, např. *Andrena barbilabris*, *A. rudbeckiae*, *Calliopsis pugionis* (Witt, 1992; Neff and Simpson, 1997). Nejvyšší průměrná rychlost reprodukce druhů z této čeledi (Andrenidae) jsou čtyři buňky za den, např. *Calliopsis persimilis*, avšak maximální rychlost zjištěná u tohoto druhu je šest buněk za den (Danforth, 1990).

3.6.7. Počet výletů potřebných na jednu buňku

Počet výletů, které musí včely podstoupit než zaopatří jednu buňku, se pohybuje od dvou (několik druhů rodu *Perdita*) až do více než čtyřiceti (*Megachile pugnata*) (Danforth, 1989; Frohlich and Parker, 1983). Toto je odhadováno z konečné váhy zásob na jednu buňku a z váhy pylového nákladu jedince (Witt, 1992; Giovanetti and Lasso, 2005). Očekáváme zde trade-off mezi velikostí pylového nákladu a počtem výletů na buňku (Neff, 2008). Z tohoto je tedy patrné, že velikost těla bude hrát určitě výraznou roli v počtu výletů, neboť větší včely přinesou větší náklad a stačí jim méně výletů na obstarání jedné buňky (Stone, 1994). Toto se však týká včel v rámci jednoho druhu, mezidruhově velikost těla nehraje takovou roli, spíše závisí na tom, jakým způsobem přepravují náklad.

Sexuální dimorfismus hraje zajisté důležitou roli v počtu výletů na buňku. Samci jsou většinou menší, a proto i potřebné množství zásob pro potomka samčího pohlaví je nižší a tudíž je nižší i počet výletů na buňku (Neff, 2008). Jako příklad můžeme uvést druhy *Amegilla dawsoni*, *Hesperapis* spp. a *Calliopsis pugionis*, kde samice jsou dvakrát větší než samci a počet výletů na buňku je 4 a 3 pro *Calliopsis*, 3 a 2 pro *Hesperapis* (Alcock, 1999; Visscher and Danforth, 1993; Neff, 2008).

3.6.8. Zdroje potřebné na jednu buňku

Množství zdrojů požadovaných na jednoho potomka, tedy množství zdrojů na jednu buňku, je závislé na řadě faktorů. Tyto zásoby, které zaopatřují potomka, jsou složeny hlavně z pylu, který je mixován s nektarem v různém poměru (Neff, 2008). V některých případech může obsahovat i rostlinné oleje (Vinson and Frankien, 1999) či látky ze samičích žláz (Norden et al., 1980). Výživová hodnota pylu se liší u jednotlivých druhů rostlin a mnoho faktorů má na ni vliv. Obsah pylového proteinu je považován za jeden z nich. Jeho obsah v pylu se pohybuje v rozmezí 12 až 61% (Roulston and Cane, 2000). *Calliopsis persimilis* (And.) sbírá pyl z rostlinné čeledi Asteraceae, který obsahuje 45,5% pylového proteinu. *Perdita difficilis* (And.) sbírá pyl z čeledi Fabaceae (*Prosopis*), který ho obsahuje

39%. Čím více obsahuje pyl pylového proteinu, tím méně stačí pylových částic na opatření potomka (Neff, 2008).

Jak jsem se již zmínila v předchozí podkapitole, samci bývají menší než samice, proto samice potřebují větší zásobení. Na jednotku hmotnosti však potřebují více zásob samci než samice, není jasné proč. (Neff, 2008).

3.6.9. Transport pylu – transportní kapacita

Nošení pylu může být provozováno buď vnitřně v zažívacím traktu (volátku), či vně na zadních nohách či na bříše (Thorp, 2000).

Hustota set závisí na velikosti pylových zrn, které samice sbírají. Včely, které sbírají drobná pylová zrna a pyl suchý, mají často husté hodně větvené sety na těle, zatímco včely sbírající pylová zrna větší mají silné nevětvené sety (Wcislo and Cane, 1996).

Některé včely nosí pyl suchý, jiné pyl míchají s nektarem či s rostlinnými oleji. Transportní kapacita, tedy množství částic opatřovaných za jeden let, se liší u jednotlivých druhů včel (viz Tab.1). V tabulce jsou uvedeny druhy včel, způsob přenosu pylu, dále pak váha pylového nákladu v procentech čerstvé nebo suché váhy včel.

Tabulka 1.: Váha pylového nákladu u různých druhů včel

Druh	Čeleď	Přenos pylu	Pylový náklad (% suché váhy včely)	Pylový náklad (% čerstvé váhy včely)
<i>Perdita difficilis</i>	Andrenidae	míchaný	124	-
<i>Calliopsis persimilis</i>	Andrenidae	míchaný	105	-
<i>Panurginus polytrichus</i>	Andrenidae	míchaný	52	25,1
<i>Dieunomia trianglulifera</i>	Halictidae	suchý	55,5	-
<i>Andrena sitialiae</i>	Andrenidae	suchý	36,3	19,2
<i>Andrena rudbeckiae</i>	Andrenidae	suchý	18,3	10,5

Z tabulky je patrné, že u včel, které nosí pyl míchaný s nektarem, je suchá váha pylu větší, než u včel, které nosí pyl suchý.

V rámci jednoho druhu platí, že větší jedinci unesou větší náklad (viz kap. 3.6.1.), ale není to závislost přímo úměrná. Na jednotku hmotnosti unesou větší náklad menší jedinci. Transportní kapacita se může měnit během života jedince. Opořezávání kartáčků k nošení pylu snižuje schopnost pylového transportu (Neff, 2008).

3.7. Rostliny a včely

3.7.1. Interakce rostlin a včel

Včely s hostitelskými rostlinami žijí ve vzájemně prospěšném vztahu – mutualismu, kdy včely navštěvují rostliny zejména pro zdroje potravy a rostliny jsou díky těmto návštěvám opylovány (Ne'eman et al., 2006).

Pyl, který rostliny produkují obsahuje fagostimulanty a vůně, které pomáhají opylovačům poznat hostitelskou rostlinu (Dobson, 1987).

3.7.2. Kvetení rostlin

Jak již bylo uvedeno (v kap.3.6.6.), mezi včelami nacházíme specialisty a generalisty podle toho, zda využívají jeden či více druhů hostitelských rostlin (Paxton, 1991). Letová perioda včel je obvykle synchronizována s kvetením jejich hostitelské rostliny (Thorp, 1989). Pokud specialisté začnou vyletovat dříve, než je jejich hostitelská rostlina v rozkvětu, mohou prozatím navštěvovat jiné rostliny, ale zásobování odkládají, dokud nekvete jejich hostitelská rostlina (Wcislo and Cane, 1996).

3.7.3. Toxický pyl

Některé rostliny mají pyl, jenž obsahuje látky pro některé opylovače toxické (např. *Digitalis*, *Ranunculus*, *Zigadenus*; Wcislo and Cane, 1996). Obsahují toxiny, pravděpodobně alkaloidy. Je to opatření proti některým skupinám opylovačů na úkor skupin jiných. Např. někteří specialisté rodu *Andrena* mají hostitelskou rostlinu *Zigadenus nuttallii*, která má toxický pyl, ale tito specialisté dokážou tento pyl detoxikovat. Pro jiné včely je však tento pyl toxický (Roulstone and Cane, 2000).

3.7.4. Samci versus samice

Samice hrají v opylování důležitější roli než samci (O'Tooble and Raw, 1991), poněvadž sbírají pyl pro své potomky. Na každé rostlině stráví třikrát více času než samci (Ne'eman et al., 2006). Může to mít různé důvody, např. samice sbírá z rostlin současně nektar i pyl, takže stráví na rostlině více času, nebo samice sbírá striktně všechn nektar z rostlin, zatímco samci, kteří nezaopatřují buňky, nekonzumují kompletně všechn nektar (Hodges and Wolf, 1981).

3.7.5. Rostlinné zdroje

Rostlinné zdroje rozdělujeme do dvou skupin. Jednak jsou to zdroje výživné, které včely sbírají pro svoji potřebu a pro své potomky (Beryl et al., 1981), dále jsou to zdroje, jež slouží k jiným účelům než výživným. Zdroj potravy z rostlin byl popisován již dříve, nyní budou popisovány ostatní zdroje jako jsou: *místo na spaní*, *hnízdni konstrukce*, *tepelný zdroj* a *sexuální atrakce*.

Místo na spaní – Používání rostlin jako místa ke spaní je docela běžné a pohyb do a ven z rostliny vede nepochybně k příležitostnému opylování (Linsley et al., 1956).

Tepelný zdroj – Tvar a materiál rostliny může pohlcovat více tepla a opatřovat energii pro hmyzí aktivitu. Díky absorpci nebo koncentraci tepla jsou rostliny atraktivnější pro hmyzí opylovače (Hocking a Sharplin, 1965; Smith, 1975).

Hnízdni konstrukce – Rostliny produkují chemické látky, které včely sbírají a používají na konstrukci hnízda (Grigarick and Stange, 1968; Iwata, 1976). Tyto chemické látky jsou většinou pryskyřice, které rostliny produkují jako ochranu proti predátorům. Také rostlinné vosky produkované některými rostlinami z čeledi Orchidaceae sbírají samice včel jako materiál na hnízdni konstrukci (Porsch, 1905). Taktéž rostlinné oleje jsou někdy používány včelami jako stavební materiál. Například rod *Macropis* užívá tyto oleje k vymazání buněk. Ty díky svým vlastnostem slouží jako ochrana proti vnějším vlivům. Kromě chemických látek mohou některé včely z čeledi Megachilidae využívat jako stavební materiál také různé části rostlin jako kousky listů a květů, jehličí (např. u rodu *Osmia*) či trichomy (Westrich, 1989).

Sexuální atrakce – Některé rostliny produkují oleje (primárně monoterpeny), kterými se někteří samci parfemují a touto vůní jsou pro samice více atraktivnější (Simpson and Neff, 1981).

3.8. Hnízdění a výběr hnízdiště

Většina druhů včel hnízdí v zemi. Samice hloubí tunely a stavějí v nich buňky, které zásobuje pylem a nektarem (Cane, 1991). Některé ještě do buněk přidávají rostlinné oleje (Vogel, 1974). Občas konstruují více než jedno hnízdo za život (Michener and Rettenmeyer, 1956) a to většinou z důvodu ztráty způsobené počasím či usurpací hnízda (Wuellner, 1999). Na druhou stranu často obnovují stará hnízda, čímž si usnadní práci místo hledání nového hnízdiště a stavění hnízda (Bischoff, 2003). Hnízdiště si vybírají podle mnoha kritérií, jako je

teplota substrátu, hojnost a blízkost zdrojů, prosluněnost území, rostlinný porost a přítomnost jiných hnízd (Potts and Willmer, 1997).

3.8.1. Teplota substrátu

Včely si vybírají substrát na hnízdění podle různých kritérií, z nichž teplota hraje důležitou roli. Při výběru hnízdiště často zjišťují teplotu substrátu tak, že usedají na povrch a tím „ochutnávají“ teplotu (Potts and Willmer, 1997).

Na teplotu substrátu působí řada dalších faktorů, které nyní krátce popíšu.

Množství slunečního záření, které substrát přijímá výrazně ovlivňuje teplotu substrátu. Proto si většina včel staví hnízdo spíše na slunci. S tím souvisí i sklon povrchu, a tak množství slunečního záření, které na substrát dopadá. Často si včely vybírají hnízdo pod kameny či v jejich blízkosti, kde je teplota substrátu vyšší (Potts and Willmer, 1997).

Teplota substrátu a tedy hnízda má vliv na rychlost vývoje vajíčka a larvy (Miyano, 1981) i na čas výletu z hnízda (Potts and Willmer, 1997). Rychlost vývoje se zvyšuje s teplotou, ale jen do určité hodnoty („smrtící práh“). Pokud se hraniční teplota překročí, nastává smrt (Miyano, 1981). Čas výletu z hnízda je na teplotě substrátu také závislý, poněvadž létací svaly včel potřebují ke vzletnutí určitou teplotu, kterou díky vhodnému umístění hnízda dosáhnou rychleji (Potts and Willmer, 1997).

3.8.2. Tvrdost substrátu

Tvrdost substrátu ovlivňuje čas a energii, kterou musí včely na hrabání hnízda vynaložit, a proto se snaží vyhledávat spíše měkčí substrát (Potts and Willmer, 1997). Včely mohou hnízdit v různém typu substrátu. Nejčastěji si hloubí tunely v zemi a do nich zabudovávají buňky (Andrenidae, Halictidae a většina včel z čeledi Colletidae; Cane, 1991). Jiné druhy hnízdí ve stoncích trav či ve kmeni stromů. Mohou využívat chodbičky po dřevokazném hmyzu nebo si vykusují chodbičky samy (Straka, Bogusch and Přidal, 2007). Některé včely (např. rod *Osmia*) budují svá hnízda v prázdných schránkách od měkkýšů.

3.8.3. Rostlinný porost

Hnízdění v rostlinném porostu má svá pro i proti. Na jednu stranu je hnízdění v rostlinném porostu nevýhodné, protože je hnízdo zastíněno a tím se teplota uvnitř hnízda snižuje, na druhou stranu jsou hnízda v rostlinném porostu chráněna proti nepřítelům zvenčí (Wcislo, 1995).

3.8.4. Blízkost a hojnost zdrojů

Včely preferují místo pro hnízdění v blízkosti rostlin (Wcislo and Cane, 1996), ze kterých posléze sbírají pyl a nektar jako zdroj potravy pro své budoucí potomky. Výlety za zdroji však nejsou omezené jen na nejbližší okolí a včely mohou vyletovat i do vzdálenějších míst.

Specialisté musejí mít přítomný konkrétní druh hostitelské rostliny, zatímco generalisté na konkrétní rostlinný druh vázání nejsou. Záleží jim na hojnosti a blízkosti jakýchkoliv rostlin s dostupným pylem.

3.8.5. Přítomnost jiných hnízd

Množství jiných hnízd na daném území je zajisté další limitující faktor, poněvadž zdroje nejsou nevyčerpatelné (tzv. nosná kapacita prostředí). Při neustálém zvyšování počtu hnízd začnou po určité době zdroje docházet a nastává kompetice mezi jedinci. Tomu se snaží včely předcházet při výběru hnízdiště.

3.9. Základní vzory chování samců a samic

3.9.1. Chování samců

Hlavním úkolem samců je pářit se s co největším množstvím samic (Stone, 1995). Mezi základní vzory chování samců patří: *agresivní chování*, *teritoriální chování*, *hrabání*, *plazení a prohlížení otvorů*, *hlídací let a basking*, *uchvácení* a nejdůležitější samozřejmě *páření* (Schönitzer and Klinsik, 1990).

Uchvácení

Nejnápadnějším chováním samců je uchvacování samice při pokusu o páření (Schönitzer and Klinsik, 1990). Toto uchvacování a dorážení na samice může snižovat fitness samic, zvyšovat mortalitu samic fyzickou škodou nebo vystavením se predátorům (Rowe et al. 1994).

Agresivní chování

Samci mezi sebou soupeří o páření se samicemi. Někdy dochází k přímým bojům, kdy se navzájem kousají mandibulami (Schönitzer and Klinsik, 1990). Agresivním chováním snižují svoji fitness a dokonce mohou v důsledku toho přijít o život.

Páření

Samci se páří opakovaně (Paxton, 1991). Větší samci se páří v agregacích, zatímco menší mimo. Větší samci mají lepší úspěšnost při rozmnožování. Mezi samci tedy dochází k vnitrodruhové kompetici (Danforth and Neff, 1992).

Samci se snaží pářit s co nejvíce samicemi (Stone, 1995) a shánějí potravu pro vlastní potřebu (Neman et al., 2006). Samice samotářských včel se páří většinou pouze jednou za život, zatímco samci se páří opakovaně (Paxton, 1991).

Strávení noci

Samci většinou tráví noc v zemi. Večer vstupují do otvorů v zemi, což jsou obvykle stará hnízda a tam přečkávají noc (Schönitzer and Klinsik, 1990). Některým samcům slouží jako úkryt na spaní také rostliny (Gaglianone, 2000).

3.9.2. Chování samic

Mezi nejdůležitější chování samic můžeme uvést tato: *hledání místa pro hnízdění, páření, odrážení útoku samců, hrabání a stavění hnízda, vylezení z hnízda, sezení ve vchodu, zavírání hnízdního vchodu, orientační lety, hledání vchodu, opatrování potravy a agresivní chování*. Samičí fitness závisí hlavně na kvalitě a kvantitě potomků.

Hledání místa pro hnízdění

Na začátku sezóny podnikají samice typické lety, kdy hledají vhodné místo na hnízdění podle kritérií, které jsem již popsala v kapitole 3,8. o hnízdění.

Hledání hnízdního vchodu

Samice většinou najdou vchod do svého hnízda velmi rychle. Občas ale musí hledat a nalezení hnízda trvá delší dobu (Gebhard and Röhr, 1987). Samice se orientují nejčastěji vizuálně pomocí „landmarků“ (viz kap. 3.6.4). Pro nalezení správného vchodu se také můžou orientovat olfaktoricky a to díky specifickému zápachu. Ten vzniká z obsahu buněk, do kterých přidávají látky z Dufourových žláz (Hefetz, 1987).

Odrážení útoku samců

Samci velmi často napadají samice a snaží se s nimi pářit. Samice však ve většině případů tento útok odrazí (Schönitzer and Klinsik, 1990).

Hrabání a stavění hnízda

Hrabání je prováděné hlavně pomocí předních nohou, které se pohybují mnohem rychleji než nohy prostřední. Zadní nohy zůstávají nehybné. Uvolněný písek je vytlačen z hnízda pomocí zadečku nebo nohou (Schönitzer and Klinksik, 1990).

Agresivní chování

Mezi samicemi občas dochází k agresivnímu chování a to většinou při usurpaci hnízda cizí samicí. Samice, která se vrátí do hnízda s pylem a nalezne hnízdo obsazené cizí samicí se někdy snaží vetřelce vystrčit ven (Schönitzer and Klinksik, 1990). Často se však vzdá bez boje.

4. Diskuse a závěr

Při vypracovávání rešerše jsem několikrát narazila na nejasná či problematická témata. Často šlo o rozpory mezi různými pracemi, či o málo studované jevy. K některým z nich se v této kapitole vrátím.

Klimatické jevy, jako je déšť a vítr, mají na chování včel jistě nemalý vliv, i když jen málo prací se tímto problémem zabývalo. Zdá se, že tolerance k dešti je velmi slabá, ale málo publikací se tímto tématem zabývá. Síla větru bude mít jistě vliv na výlety včel, neboť silnější vítr snižuje letové schopnosti. Existují však včely, které létají i za zhoršených podmínek. Zdá se, že mají větší toleranci vůči větru a dešti (Viscens and Bosch, 2000). Otázka je proč byly pozorovány včely, které při optimálních podmínkách neaktivovaly, ale zůstávaly v hnízdě (Straka, Bogusch and Přidal, 2007)? Při zamyšlení se nad touto otázkou se zdá býti možný pouze jeden pohled a to, že se včely snaží vyhnout parazitaci. Včely posunují svou aktivitu na podmínky, při kterých parazité létají méně. To může vést k pozorování aktivit studovaných včel za jiných klimatických podmínek, než by byly pro daný druh ideální.

Zahrabávání vchodu do hnízda pískem je zřejmě vzorem chování, který vznikl hlavně kvůli selekčnímu tlaku ze strany parazitů. Proč tomu tak je, můžeme usuzovat z intervalů jejich výletů pro zásoby. Jejich výlety jsou dlouhé, tudíž riziko parazitace je vyšší.

Agregace vzniká díky vhodným podmínkám pro hnízdění a dostupnosti zdrojů. Jak je to ale s parazitací v agregaci? Bylo pozorováno, že v průměru jsou více parazitována hnízda v agregacích než izolovaní jedinci (Wcislo, 1990). Nevýhoda hromadného hnízdění spočívá v tom, že parazité se zde budou více koncentrovat. Na druhou stranu je hnízd více, takže „ne

na každého se dostane“. Naopak osamocená hnízda jsou sice parazity nevyhledávána, ale při náhodném objevení je parazitace stoprocentní.

V kap. 3.6.8. (Zdroje potřebné na jednu buňku) jsem uváděla, že samci bývají menší než samice. Samice tedy potřebují větší množství zásob. Dalo by se předpokládat, že na jednotku hmotnosti budou samice i samci potřebovat stejně. Toto však neplatí, neboť samci potřebují na jednotku hmotnosti zásob víc. Není jasné proč (Neff, 2008). Může to být tím, že mezi velikostí těla a množstvím potřebných zdrojů není lineární závislost.

Při stanovování váhy nákladu včel při jednom výletu, byla nejprve vážena čerstvá váha nákladu. U včel, které nemíchají pyl s nektarem, byla naměřená hodnota rovna váze pylu. U včel, které pyl s nektarem míchají byl v čerstvé váze nákladu zahrnut krom pylu také nektar či olej. Po odpaření nektaru se zvažila suchá váha nákladu, která byla považována za váhu pylu (Neff, 2008). Zapomnělo se ovšem na cukr obsažený v nektaru, který po odpaření zůstal v pylu. Navážený pyl byl tedy o ten cukr těžší. Při porovnávání včel míchajících pyl s nektarem a nosících pyl suchý docházelo k chybné interpretaci výsledků. Vypadalo to, že včely, které nosí pyl míchaný, unesou pylu více. Tyto špatně interpretované výsledky se objevily ve více pracích (např. Klostermeyer et al., 1973; Giovanetti, 2005). Touto metodou se nedá porovnávat transportní kapacita pylu včel, které pyl míchají a včel, jež pyl nosí suchý.

Srovnáváním čeledí samotářských včel se budu nadále věnovat při své diplomové práci. Na základě pozorování vzorů chování včel v terénu sestavím srovnávací etogramy zástupců čeledí ze skupiny Short tongued bees. Toto pozorování a následné srovnání nám jistě rozšíří obzory a pomůže nám lépe pochopit některé prozatím nevysvětlitelné rozdíly v chování včel.

5. Literatura

- Alcock, J. (1999). The nesting behavior of Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Hymenoptera: Anthophorini), and the production of offspring of different sizes. *Journal of Insect Behavior* 12: 363-384
- Batra, S.W.T. (1987). Ethology of the Vernal Eusocial Bee, *Dialictus laevissimus* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 60(1): 100-108
- Bishop, J.A. & Armbruster, W.S. (1999). Thermoregulatory abilities of Alaskan bee: Effects of size, phylogeny and ecology. *Functional ecology* 13(5): 711-724
- Bischoff, I. (2003). Population dynamics of the solitary digger bee *Andrena vaga* Panzer (Hymenoptera, Andrenidae) studied using mark-recapture and nest counts. *Population Ecology* 45: 197-204
- Bohart, G.E. & Youssef, N.N. (1976). The biology and behavior of *Evyllaeus galpinsiae* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae). *Wasmann Journal of Biology* 34, 185-234
- Bosch, J. & Viscens, N. (2002). Body size as an estimator of production costs in a solitary bee. *Ecological Entomology* 27: 129-137
- Brockmann, H.J. (1979). Nest-site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). *Ecological Entomology*. 4: 211-224
- Brockmann, H.L. (1993). Parazitizing Conspecifics: Comparisons between Hymenoptera and Birds. *Tree* 8: 2-4
- Buchmann, S.L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 18: 343-69
- Buchmann, S.L. & O'Rourke, M.K. (1991). Importance of pollen bran volumes for calculating bee diets. *Grana* 30: 591-595
- Cameron, S.A. & Ramirez, S. (2001). Nest architecture and nesting ecology of the orchid bee *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Journal of Kansas Entomological Society* 74: 142-165
- Cane, J.H. (1991). Soils of Ground-Nesting Bees (Hymenoptera: Apoidea): Texture, Moisture, Cell Depth and Climate. *Journal of the Kansas Entomological Society* 64(4): 406-41
- Chappell, M.A., (1984). Temperature regulation and energetics of the solitary bee *Centris pallida* during foraging and intermale mate competition. *Physiological Zoology* 57(2): 215-225

- Corbet, S.A. (1990). Pollination and the weather. *Israel Journal of Botany* 39: 13-30
- Danforth, B.N. (1989). Nesting behavior of four species of *Perdita* (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of Kansas Entomological Society*. 62: 59-79
- Danforth, B.N. (1990). Provisioning behavior and the estimation of investment ratios in solitary bee, *Calliopsis* (*Hypomarcotera persimilis* (Cockerell) (Hymenoptera: Andrenidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 159-168
- Danforth, B.N. and Neff, J.F. (1992). Male polymorphism and polyethism in *Perdita texana* (Hymenoptera: Andrenidae). *Annals of the Entomological Society of America* 85(5): 616-626
- Dobson, H.E.M. (1987). Role of flower and pollen aromas in host-plant recognition by solitary bees. *Oecologia (Berlin)*. 72: 618-623
- Dvořák, L. & Straka, J. (2007). Vespoidea: Vespidae (vosovití). In: Bogusch, P., Straka, J. & Kment, P. (eds.) 2007: Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum* 11: 171-190
- Field, J. (1996). Patterns of provisioning and iteroparity in a solitary bee, *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *fratellum* (Perez), with notes on *L. (E.) calceatum* (Scop.) and *L. (E.) villosulum* (K.). *Insectes Sociaux* 43: 167-182
- Frohlich, D.R. & Parker, F.D. (1983). Nest building behavior and development of the sunflower leafcutter bee: *Eumegachile* (*Sayapis*) *pugnata* (Say) (Hymenoptera: Megalilidae). *Psyche* 90: 193-209
- Gaglianone, M.C. (2000). Behavior on flowers, structures associated to pollen transport and nesting biology of *Perditomorpha brunerii* and *Cephalurgus anomalus* (Hymenoptera: Colletidae, Andrenidae). *Revista de Biologia Tropical* 48: 89-99
- Gathmann, A. & Tscharrntke, T. (2002). Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764
- Gebhardt, M. & Röhr, G. (1987). Zur Bionomie die Sandbienen *Andrena clarkella* (Kirby), *A. cineraria* (L.), *A. fuscipes* (Kirby) und ihrer Kuckuckbiene (Hymenoptera: Apoidea). *Drosera* 87: 89-114
- Giovanetti, M., Andrietti, F., Martinoli, A. & Rigato, F. (1999). Evidence of Entrance and Subterranean Connections in *Andrena agillissima* (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of Insect Behavior* 4: 423-431

- Giovanetti, M. & Lasso, E. (2005). Body size, loading capacity and rate of reproduction in the communal bee *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae). *Apidologie* 36: 439-447
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153: 589-596
- Grigarick, H.A. & Stange, L.A. (1968). Pollen collecting bees of the Anthidiini of California. *Bulletin of California Insect Survey*. 9: 1-113
- Harder, L.D., Williams, N.M., Jordan, C.Y. & Nelson, W.A. (2001). The effect of floral design on pollinator economics and pollen dispersal. In Chittka, L., and Thompson, J.D. (eds.), *Cognitive Ecology of Pollination*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 297-319.
- Hefetz, A. (1987). Functional evolution of Dufour's gland secretion in bees, *Chemistry and Biology of Social Insects* ed. Eder, J & Rembold, H (Proceedings of the 10th International Congress, International Union for the Study of Social Insects). In: Peperny, München p. 437-438
- Heinrich, B. (1987). Thermoregulation by winter-flying endothermic moths. *Journal of experimental Biology* 127: 313-332
- Heinrich, B. (1993). *The Hot-Blooded Insects*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Hocking, B. & Sharplin, C.D. (1965). Flower basking by Arctic insects. *Nature* 206: 215
- Hodges, C.M., & Wolf, L.L. (1981). Optimal foraging in bumblebees: why is nectar left behind in flowers? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9: 41-44
- Iwata, K. (1976). *Evolution of Instinct*. Comparative Ethology of Hymenoptera. Amerind Press, New Delhi.
- Jander, R. (1976). Grooming and pollen manipulation in bees (Apoidea): the nature and evolution of movements involving the foreleg. *Physiological Entomology* 1: 179-194
- Janvier, H. (1977). Comportement hivernal d'*Andrena cingulata* F.-Cahiers des Naturalistes. *Bull. N. P.*, n. s. 33: 1-13
- Kadmon, R. & Shmida, A. (1992). Departure rules used by bees foraging for nectar: a field test. *Journal of Evolutionary Biology* 12(6): 142-151
- Keasar, T., Shmida, A., & Motro, U. (1996). Innate movement rules in foraging bees: flight distance are affected by recent rewards and are correlated with choice of flower type. *Behavioral and Ecological Sociobiol* 39: 381-388
- Keller L. & Chapuisat M. (2002). *Eusociality and Cooperation*. Publishers Ltd, Nature Publishing Group

- Klostermeyer, E.C., Mech S.J. J., & Rasmussen, W.B. (1973) Sex and weight of *Megachile rotundata* (Hymenoptera, Megachilidae) progeny associated with provision weights). *Journal of Kansas Entomological Society* 46: 536-548
- Laroca, S., Michener C.D. & Hofmeister R.M. (1989). Long mouthparts among „short-tongued“ bees and the fine structure of the labium in *Niltonia* (Hymenoptera, Colletidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 62: 400-10
- Linsley, E.G. (1978). Temporal patterns of flower visitation by solitary bees, with particular reference to the southwestern. *Journal of Kansas Entomological Society* 51: 531-46
- Linsley, E.G.; MacSwain & Smith, R.F. (1956). Biological observations on *Xenoglossa fulva* Smith with some generalization on biological characters of other eucerine bees (Hymenoptera: Anthophoridae). *Southern California Academy of Sciences, Bulletin*. 54: 128-141
- Michener, C.D. (1974). *The Social Behavior of the Bees: A comparative Study*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 404 pp.
- Michener, C.D. (1978). The parasitic Groups of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin* 51(10): 291-339
- Michener, C.D. & Rettenmeyer, C.W. (1956). The ethology of *Andrena erythronii* with comparative data on other species. *The University of Kansas Science Bulletin* 37: 645-681
- Miyano, S. (1981). Brood development in *Polistes chinensis antennalis* Perez. I. Seasonal variation of duration of immature stages and an experiment on the thermal response of egg development. *Bulletin of the Gifu Prefectural Museum* 2: 75-83
- Mordechai, B. Y, Cohen, R., Gerling, D. & Moscovitz, E. 1978: The biology of *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera: Anthophoridae) in Israel. *Israel Journal of Entomology* 12: 107-121.
- 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(3): 383-401
- Neff, J.L. (2008). Components of nest provisioning behavior in solitary bees (Hymenoptera: Apoidea), *Apidologie* 39(1): 30-45
- Neff, J.L. & Simpson, B.B. (1997). Nesting and foraging behavior of *Andrena* (*Callandrena*) *rudbeckiae* Robertson (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae) in Texas. *Journal of Kansas Entomological Society* 70(2):100-113
- Norden, B., Batra, S., Fales H., Hefetz, A. & Shaw, G. (1980). Anthophora bees: unusual glycerides from maternal dufour's glands serve as larval food and cell lining. *Science* 207, 1095-1097

- O'Tooble & Raw, A. (1991). *Bees of the world*. Blandford Press, London.
- Olberg G. (1959). *Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas*, Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin
- Paxton, R.L. (1991). Profile of a solitary bee: *Andrena fulva*. *Bee World* 72: 11-18
- Paxton, R. J., Kukuk, P. F. & Tengö, J. (1999). Effects of familiarity and nestmate number on social interactions in two communal bees, *Andrena scotica* and *Panurgus calcaratus* (Hymenoptera, Andrenidae). *Insectes Sociaux* 46: 109-118
- Paxton, R.L. & Tengö, J. (1996). Intranidal mating, emergence, and sex ratio in a communal bee *Andrena jacobae* Perkins 1921 (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of Insect Behavior*. 9(3): 421-440
- Pennacchio, F. & Strand, M.R. (2005). Evolution of Developmental Strategies in Parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology Society* 51: 233-58
- Porsch, O. (1905). Beiträge zur „histologischen“ Blütenbiologie. I. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 55: 165-173
- Potts, S.G. & Willmer, P. (1997). Abiotic and biotic influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecological Entomology* 22: 319-328
- Proctor, M., Yeo, P. & Lack, A. (1996). *The Natural History of Pollination*. Timber Press, Portland.
- Pyke, G.H. (1978). Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology* 13: 72-98
- Pyke, G.H. (1982). Foraging in bumblebees: rule of departure from an inflorescence. *Canadian Journal of Zoology* 60: 417-428
- Richards, M.H. & Packer, L. (1996). The socioecology of body size variation in the primitively eusocial sweat bee, *Halictus ligatus* (Hymenoptera: Halictidae). *Oikos* 77: 68-76
- Robertson, R.B. & Vallespir, S.R. (1978). Specialization of hairs bearing pollen and oil on the leg of bees (Apoidea: Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America* 71: 619-627
- Rosenheim, J.A. (1990). Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* 83(3): 277-286
- Roubik, R.W. & Buchman, S.L. (1984). Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia* 61: 1-10

- Roulston, T.H. & Cane, J.H. (2000). Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant systematics and Evolution* 222: 187-209
- Rowe L., Arnqvist, G., Sih, A. & Krupa, J. (1994). Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 289-293
- Schlindwein, C. & Martins, C.F. (2000). Competition between the oligolectic bee *Ptilothrix plumata* (Anthophoridae) and the flower closing beetle *Pristimerus calcaratus* (Curculionidae) for floral resources of *Pavonia cancellata* (Malvaceae). *Plant Systematics and Evolution* 224: 183-194
- Schönitzer, K. & Klinksik, Ch. (1990). The Ethology of the Solitary Bee *Andrena nycthemera*, 1866 (Hymenoptera, Apoidea). *Entomofauna* 11: 377-427
- Sick, M., Ayasse, M., Tengö, J., Engels, W., Lübke, G. & Francke, W. (1994). Host parasite relationships in six species of Sphecodesbees and their halictid hosts: nest intrusion, intranidal behavior, and Dofour's gland volatiles (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior* 7: 101-117
- Simpson, B.B. & Neff, J.L. (1981). Floral rewards: alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 301-322
- Smith, A.P. (1975). Insect pollination and heliotropism in *Orithrophium lemnophilum* (Compositae) of the Andean paramos. *Biotropica* 7: 284-286
- Steiner, K.E. & Whitehead V.B. (1991). Oil flowers and oil bees: further evidence for pollinator adaptation. *Evolution* 45: 1493-501
- Stone, G.N. (1993). Thermoregulation in four species of tropical solitary bees: the role of size, sex and altitude. *Journal of Comparative Physiology B*. 163: 317-326
- Stone, G.N. (1994). Activity patterns of females of the solitary bee, *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology* 19: 177-189
- Stone, G.N. (1995). Female foraging responses to sexual harassment in the solitary bee *Anthophora plumipes*. *Animal Behavior* 50: 405-412
- Stone, G.N. & Willmer, P.G. (1989). Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology* 147: 303-328
- Straka, J. (2005). *Fylogeneze čeledi Apidae (Hymenoptera: Apoidea) a evoluce kleptoparazitizmu u včel*. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Praha, 110 pp.
- Straka, J., Bogusch, P. & Přidal, A. (2007). Apoidea: Apiformes (včely). In: Bogusch, P., Straka, J. & Kment, P. (eds.) 2007: Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of

- the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum* 11: 241-299
- Strickler, K. (1979). Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology* 60(5): 998- 1009
- Strickler, K. (1982). Parental investment per offspring by a specialist bee: does it change seasonally? *Evolution* 36(5): 1098-1100
- Surholt, B.. & Newsholme, E. A. (1981). Maximum activities and properties of glucose 6-phosphatase in muscles from vertebrates and invertebrates. *Biochemical Journal* 198(3): 621-629
- Thorp, R.W. & Briggs, D.L. (1980). Bees collecting pollen from other bees (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society* 53: 166-170
- Thorp, R.W. (1989). Structural, behavior, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri botanical Garden* 66(4): 788-812
- Thorp, R.W. (2000). The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution* 222(1-4): 211- 223
- Vinson, S.B. & Frankie, G.W. (1999). Nesting behavior of *Centris flavofasciata* (Hymenoptera: Apidae) with respect to the source of the cell wall. *Journal of Kansas Entomological Society* 71: 46-59
- Viscens, N. & Bosch, J. (2000). Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environmental Entomology* 29(3): 413-420
- Visscher, P.K. & Danforth, B.N. (1993). Biology of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Andrenidae): Nesting, foraging and investment sex ratio. *Annals of the Entomological Society of America (USA)* 86(6): 822-832
- Vogel, S. (1974). *Ölblumen und Olsammelnde Bienen*. Wiesbaden: Franz Steiner. 267 pp.
- Ward, S.A. & Kukuk, P.F. (1998). Context-Dependent Behavior and the enefits of Communal Nesting. *The American Naturalist*. 152(2): 249-263
- Wcislo, W.T. (1987). The role of seasonality, host synchrony, and behavior in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). *Biological. Reviews* 62: 515-543
- Wcislo, W.T. (1990). Parasitic and courtship behavior of *Phalacrotophora halictorum* (Diptera: Phoridae) at a nesting site of *Lasioglossum figueresi* (Hymenoptera: Halictidae). *Revista de Biologia Tropical*. 38: 205-209

- Wcislo, W.T. (1995). Sensilla numbers and antennal morphology of parasitic and non-parasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 24: 63-81
- Wcislo, W.T. & Cane, J.H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (hymenoptera:Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 257-286
- Wcislo, W.T., Minckley, R.L., Leschen, R.A.B. and Reyes, S. (1994). Rates of parasitism by natural enemies of a solitary bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera, Coleoptera and Diptera) in relation to phenologies. *Sociobiology* 23: 265-273
- Westrich (1989). *Die Wildbienen Baden-Württenbergs*. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Willmer, P. & Stone, G. (1997). Temperature and water relations in desert bees. *Journal of Thermal Biology* 22(6): 453- 465
- Witt, R. (1992). Zur Bionomie der Sandbiene *Andrena barbilabris* (Kirby 1802) und ihrer Kuckucksbienen *Nomada alboguttata* Herrich-Schäffer 1839 und *Sphecodes pellucidus* Smith 1845. *Drosera* 6: 47-81
- Wolda, H. & Roubik, D. W. (1986). Nocturnal bee abundance and seasonal activity in a Panamian forest. *Ecology* 67: 426-33
- Wuellner, C.T. (1999). Alternative reproductive strategies of a gregarious ground- nesting bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior* 12: 845- 863