

UNIVERSITA KARLOVA

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: BIOLOGIE

Studijní obor: BIOLOGIE



Vít Bureš

Příčiny úbytku včel (Anthophila) v krajině
Causes of bee loss (Anthophila) in the landscape

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jakub Straka Ph.D.

Praha, 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2.5. 2021

Vít Bureš

Poděkování

Tato práce by nevznikla bez podpory mnoha lidí, kteří mě vedli cestou počínající poznáním krás přírody – od horských vrcholů po velkolepou druhovou rozmanitost, přes fascinaci vědeckým poznáním a snad nekončící sepsáním této bakalářské práce. V první řadě bych tedy rád poděkoval svým rodičům. Za to, že mi v dětství ukazovali přírodu, za noci pod stanem, pod širákem a také za to, že příroda má místo v mém srdci. Dále patří velký dík mému středoškolskému učiteli PhDr. Ivu Králíčkovi, který mi ukázal cestu k přátelům s podobným smýšlením a osm let mě učil biologii. Moc děkuji svým přátelům a nejbližším: Michaele Grobarčíkové, Michaelu Mikátovi, Albertu Františkovi Damaškovi, Zuzaně Konvičkové, Janu Simonu Pražákovi a Jasně Simonové, Danielu Bendovi, Tereze Fraňkové, Kateřině Černé, Apoleně Zouarové, Hejkalovi, Vojtěchu Koštířovi, Magdaleně a Danielu Bohutínskému, Janě Pilátové a mnohým dalším, kteří mě neustále přinášejí inspiraci, mnohé mě naučili a strávil jsem s nimi spoustu krásných chvil na biologických soustředěních, v terénu či v přátelských rozhovorech. V neposlední řadě patří velký dík Mgr. Michaelu Mikátovi Ph.D., Mgr. Lence Burešové, a především mému školiteli Mgr. Jakubovi Strakovi Ph.D. za rady při psaní této práce.

Abstrakt

Včely (*Anthophila*) jsou jedna z nejdůležitějších skupin opylovačů většiny biotopů naší planety. Interagují téměř s pětinou kvetoucích rostlin a spolu s ostatními opylovači zajišťují produkci více než třetiny lidské potravy. Od konce druhé světové války je ovšem v různé míře pozorován dlouhodobý úbytek hmyzu, včel nevyjímaje, mimo jiné kvůli degradaci přírodních stanovišť, rozšiřování a intenzifikaci zemědělství, masivnímu používání pesticidů, invazím či parazitismu a infekcím. V Evropě a Severní Americe několik výzkumů potvrdilo významný úbytek diverzity i početnosti včel, zatímco v tropech je situace nejasná a chybí dostatek informací o stavu této skupiny. Zvláštní postavení z hlediska úbytku včel zaujímá včela medonosná (*Apis mellifera*). Kvůli lidským zásahům a specifickým vlastnostem tohoto druhu, například větší velikosti těla či toleranci k nižším teplotám, vykazují společenstva včely medonosné odlišné změny v početnosti než ostatní včely. V práci diskutuji příčiny úbytků a možné budoucí následky, jejichž příkladem může být kolaps ekosystémů v důsledku opylovací krize či nedostatek potravy pro lidstvo. Některé fenomény jako extenzivní hospodaření, požáry či městská zeleň mají naopak na diverzitu a početnost včel pozitivní dopady. Předkládám možná řešení problému s důrazem na potřebu získání dostateku kvalitních dat, která přinesou přesvědčivé důkazy o úbytku této skupiny a akcentují důležitost realizace opatření vedoucích ke stabilním společenstvím včel.

Klíčová slova

včely, *Anthophila*, hmyz, pokles populací, úbytek, diverzita, změna krajiny, klimatická změna

Abstract

Bees (Anthophila) are one of the most important pollinators in the majority of Earth's biotopes. They interact with almost one-fifth of flowering plants and together with other pollinators they secure one-third of human food sources. Since the end of World War II, a long-term decrease in numbers of bees and other insects is observed due to degradation of natural habitats, expansion of agriculture, pesticide usage, parasites, and infections. In North America and Europe, several studies reported a significant loss of bee diversity and abundance. The situation in the tropics is unclear and there is not enough evidence if bees are threatened there. Specific changes in relation to the decrease of the bee population are observed in the case of honey bee (*Apis mellifera*). Due to human beekeeping activities and specific honey bee attributes such as bigger body size or tolerance to lower temperatures, honey bees show different trends in their abundance than other bees. This study discusses the causes of these losses and possible future consequences, for example, the collapse of ecosystems as a result of a pollination crisis or lack of human food. On the other hand, several phenomena such as extensive agriculture, green cities, or wildfires have a positive impact on bee abundance and diversity. This thesis presents possible solutions to this problem and accentuates the need for high-quality data which would show real-world trends concerning bees and emphasizes the need of implementing certain measures, which would lead to sustainable bee populations.

Key words

Bees, Anthophila, Insect, population decrease, loss, diversity, habitat change, climate change

Obsah

1. Úvod	1
2. Úbytek hmyzu (Insecta).....	2
3. Úbytek včel (Anthophila).....	5
3.1. Pozorované úbytky v abundanci a diverzitě u skupiny Anthophila.....	6
3.1.1. Evropa.....	6
3.1.2. Severní Amerika	7
3.1.3. Tropy	8
3.1.4. Shrnutí.....	9
3.2. Včela medonosná.....	9
3.2.1. Úbytek včely medonosné?	10
4. Příčiny úbytku včel	10
4.1. Ztráta habitatu, změny v krajině a intenzifikace zemědělství.....	10
4.2. Znečištění a chemizace půdy.....	13
4.3. Klimatická změna	14
4.4. Invaze nepůvodních druhů.....	14
4.5. Parazitismus a infekce	15
4.6. Konkurence	15
4.7. Aleeho efekt a genetická degradace	16
4.8. Celkové shrnutí příčin úbytku.....	17
5. Pozitivní fenomény zvyšující diverzitu a abundanci včel.....	19
5.1. Extenzivní hospodaření	19
5.2. Městská zeleň a zahrádky	20
5.3. Požáry	20
6. Následky úbytku	21
7. Řešení problému	22
8. Závěr.....	23
9. Literatura.....	24

1. Úvod

Hmyzí společenstva jsou klíčovou součástí ekosystémů jakožto významná součást potravních sítí a také jako hlavní zprostředkovatel opylovacích služeb (Hallmann et al., 2017; Simon G. Potts et al., 2010). 85 % druhů rostlin celého světa je opylováno živočichy (Ollerton et al., 2011), a právě hmyz zajišťuje naprostou většinu těchto interakcí (Pires a Maués, 2020). Hlavními opylujícími řády hmyzu jsou motýli (Lepidoptera), brouci (Coleoptera), mouchy (Diptera) a blanokřídlí (Hymenoptera), mezi které patří skupina Anthophila (včely sensu lato), primární skupina opylovačů většiny ekosystémů, opylující přes 16 % všech kvetoucích rostlin (Buchmann a Nabhan, 2012; Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019). Z lidského pohledu jsou tyto opylovací služby nesmírně cenné. Za prvé opylovači udržují stabilitu terestrických ekosystémů skrze asistenci při pohlavním procesu většiny rostlin (Kearns et al., 1998). Za druhé zajišťují produkci až 35 % potravy pocházející ze zemědělsky pěstovaných plodin (Klein et al., 2007), které tvoří přes 70 % druhů plodin, které lidstvo konzumuje (Ricketts et al., 2008). Vítr a samoopylení využívá pouze 28 druhů nejčastěji pěstovaných plodin (Klein et al., 2007). V řeči čísel tedy hodnota opylování v roce 2005 byla celosvětově vyčíslena na 153 miliard eur, kde necelých 10 % částky tvoří právě produkce jídla (Gallai et al., 2009). Jiné odhady pak uvádí hodnotu opylování až 350 miliard dolarů (přibližně 294 miliard eur) (Lautenbach et al., 2012). Požadavek na výnosy plodin opylovaných hmyzem na rozdíl od ostatních plodin silně stoupá. Například ve velké Británii od roku 1984 stouply výnosy z těchto plodin průměrně o 54 % (Breeze et al., 2011). Ve zkratce řečeno, bez opylování se většina krytosemenných rostlin nemůže rozmnožit a lidé by přišli o zdroj jídla a dalších rostlinných produktů (Buchmann a Nabhan, 2012).

S rostoucí lidskou populací a s tím souvisejícím stále větším požadavkem na zajištění potravy tedy vychází na světlo právě důležitost opylovačů. Předpokládaný až 100% nárůst požadavku na produkci potravin v roce 2050 oproti roku 2005 (Tilman et al., 2011) nutně znamená víc interakcí opylovačů se zemědělsky pěstovanými plodinami, které lidstvo pro zajištění dostatku potravy bude potřebovat. K nárůstu početnosti a stability hmyzích populací, tak potřebných nejen pro expandující lidskou populaci, ovšem dle mnoha studií z posledních let nedochází, ba naopak (Hallmann et al., 2017; Janzen a Hallwachs, 2021; Thomas et al., 2004). V současnosti tak, dle mnohých autorů, čelíme šestému masovému vymírání druhů (Barnosky et al., 2011; Pimm et al., 2014), které je zapříčiněno převážně lidskou aktivitou (Dirzo et al., 2014).

Na rozdíl od vymírání obratlovců, především ptáků a savců, které bylo bráno vědeckou komunitou na zřetel již od počátku diskusí o šestém masovém vymírání (Pimm et al., 2014), vymírání bezobratlých, kteří tvoří až 90 % globální diverzity, byla věnovaná pozornost až mnohem později (Thomas et al., 2004). Přitom je to právě hmyz, který v konečném důsledku tvoří klíčovou páteř

biosystémů a ekosystémů, a na jeho stabilních populacích je tak závislý celý biotický systém (Wilson, 1987)

Úbytku hmyzu a v první řadě úbytku včel je nutno lépe porozumět. Včely opylují 77 % lidmi pěstovaných plodin využívajících opylování a pro 48 % z těchto rostlin jsou dokonce primárním opylovačem (Delaplane et al., 2000). Hodnota opylování včelami v USA byla vyčíslena na 14,6 miliard dolarů ročně (Morse a Calderone, 2000), přičemž za minimálně 20 %, tedy asi 3 miliardy dolarů jsou zodpovědné volně žijící včely (Losey a Vaughan, 2006). To ze včel činí klíčového opylovače. Pokud chceme zabránit ekologické katastrofě a dosáhnout udržitelnosti v produkci potravin, je nutné pochopit, zdali a jakým způsobem k úbytku dochází, co ho spouští, jaké jsou možné následky a jak tomu případně zabránit.

Některé studie nepotvrzují, že k úbytku hmyzu opravdu dochází (Crossley et al., 2020). Současná věda tak neposkytuje jednotný náhled na tuto problematiku, o případné rychlosti úbytku víme ještě méně. Jednou z možných cest k rychlejšímu porozumění problému mohou být studie menších taxonomických jednotek (řády), neboť druhová a ekologická diverzita celého hmyzu (přes 1 milion popsaných druhů) je tak obrovská, že ji není možné celou obsáhnout. Konkrétní studie nám pak mohou pomoci udělat si lepší obraz o dané skupině z hlediska vymírání a můžeme v kratším čase nalézt řešení pro ty skupiny, které jsou z hlediska ekosystémových služeb nejpodstatnější. Mezi ně určitě patří i včely.

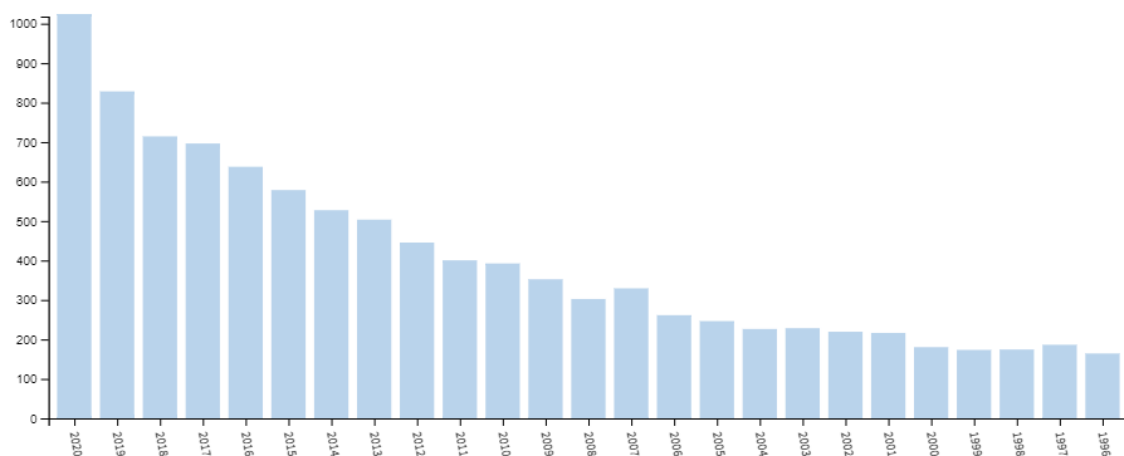
Cílem této práce je rešerše informací o úbytku druhů a abundance u skupiny Anthophila. V případě, že data ukazují, že k úbytku dochází, specifikují, které jevy a vlivy za úbytek můžou, a které naopak podporují stabilitu populací. Dále se také budu zabývat možnými následky úbytku včel a shrnu přijatelná řešení tohoto problému. Stručně předložím také současné poznatky o úbytku celé skupiny Hexapoda, jíž jsou včely součástí.

2. Úbytek hmyzu (Insecta)

Mezi vědecky zdokumentovanými dvěma miliony druhů organismů tvoří hmyz největší část s necelým jedním milionem popsaných druhů. Některé odhady jeho celkové početnosti však spekulují s celkovým počtem až 30 milionů druhů (Erwin, 1982). Novější odhady se pohybují kolem 5 milionů druhů hmyzu (Stork et al., 2015). V poslední době ovšem díky užívání DNA barcodingu, a tedy odhalování kryptických druhů, některé studie znovu naznačují větší diverzitu (Janzen et al., 2017). Po dlouhou dobu nebyl reflektován úbytek hmyzu právě kvůli velkému počtu druhů, jeho nižší atraktivitě oproti obratlovcům a artefaktu velkého počtu neznámých druhů (pokud vymře

neznámý druh, tak to nezaregistrujeme, naopak savce a ptáky známe téměř všechny, tak si vymřelých druhů snadněji všimneme) (Thomas et al., 2004).

Úbytky v abundanci i počtu druhů hmyzu pozorujeme již od konce druhé světové války (Wagner et al., 2021). Rozšiřování farem, intenzifikace zemědělství, mechanizace, masivní používání pesticidů a další praktiky související s rostoucí lidskou populací intenzivně omezily přírodní habitaty vhodné pro hmyz (Raven a Wagner, 2021). S rostoucími riziky, souvisejícími s touto problematikou, začaly od roku 2000 přibývat vědecké publikace týkající se úbytku hmyzu (viz Obr.1).

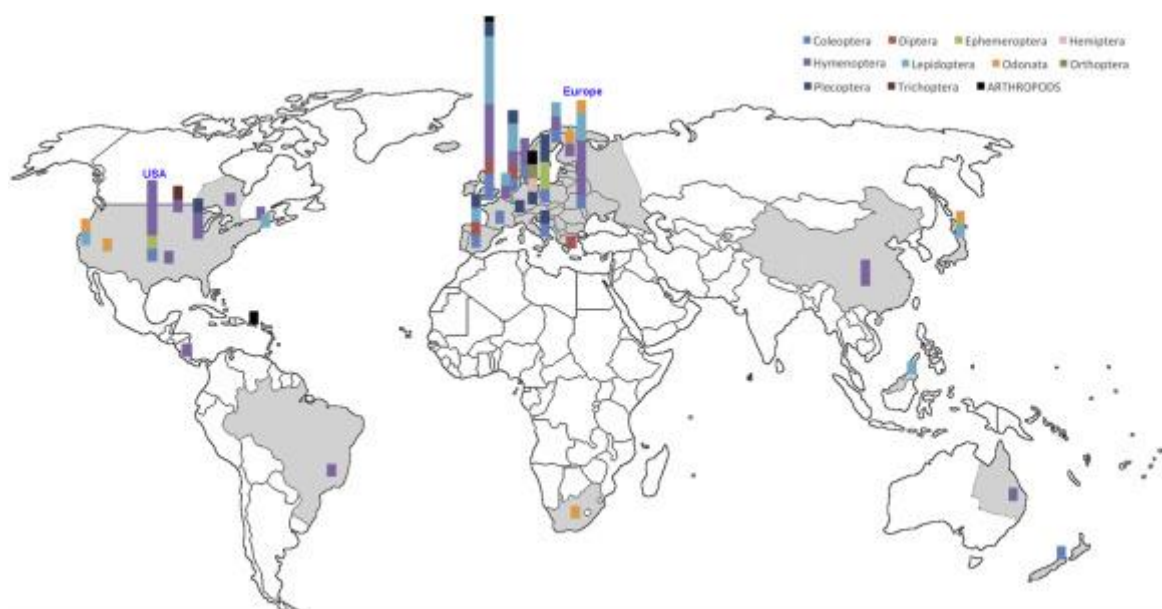


Obr.1: Počet publikací obsahující klíčové slovo *Insect loss* mezi lety 1996-2020. (Web of science, dostupné online na: <https://1url.cz/XKu4x>)

V návaznosti na první zmínky o šestém masovém vymírání druhů (Thomas et al., 2004), Shortall et al. (2009) v jedné z prvních dlouhodobých studií zaměřených na abundanci hmyzu uvádí, že mezi lety 1975 až 2005 došlo k významnému poklesu létajícího hmyzu, především z řádu Diptera, na jedné ze studovaných anglických lokalit. Následně další studie na různých skupinách hmyzu poukazyvaly na obdobné trendy. Například v roce 2008 -2010 pozorovali Schuch et al. (2012) úbytek o 40 % jedinců u skupiny Auchenorhyncha oproti letům 1963 – 1967. Obdobně během patnáctileté periody v Anglii mezi lety 1994 – 2008 signifikantně ubyli jedinci $\frac{3}{4}$ brouků z čeledi Carabidaeae (Brooks et al., 2012). Hallmann et al. (2017) pak v dlouhodobé studii tvrdí, že za 27 let ubylo na německých lokalitách 75 % hmyzu a dle další Hallmanovy studie z Nizozemska pak poklesla biomasa motýlů (makro – Lepidoptera) o 61 % a biomasa zemních brouků o 42 % za 27 let (Hallmann et al., 2020). Souhrnná studie na motýlech v Západní Evropě dále odhalila pokles v počtu druhů o 20 % v Nizozemsku a 8 % ve Velké Británii. V obou zemích pak poklesli jedinci o 50 % (Warren et al.,

2021). Mnoho dalších studií ze severní polokoule pak přináší obdobná zjištění (Sánchez-Bayo a Wyckhuys, 2019).

Situace úbytku hmyzu v tropech dosud není dostatečně prostudována. Dle Lister a Garcia (2018) ubyla biomasa členovců v topickém lese mezi lety 1976 – 2012 v Puerto Ricu při sběru sítinou 4x až 8x a na lepících pastích 30x až 60x. Výzkum na ostrově Borneo pak ukázal pokles v abundanci můr (Geometridae, Lepidoptera) mezi lety 1965 – 2007 (Chen et al., 2011). Daniel Janzen popisuje významné ztráty abundance hmyzu v kostarickém pralese, kde se pohybuje od roku 1953. Na sérii fotografií z let 1984 – 2019 ukazuje velké ztráty biodiverzity nočních motýlů nalákaných na světlo za stejných podmínek (Janzen a Hallwachs, 2021). Dlouhodobé výzkumy s jasnými daty však chybí, čemuž odpovídá i světové rozložení studií zabývajících se tímto tématem (viz Obr.2).



Obr.2: Rozložení studií zabývajících se úbytkem hmyzu ve světě. Velikost sloupců odpovídá počtu studií a barva sloupců jednotlivým řádům hmyzu, které byly v souvislosti s úbytkem sledovány. Převzato od Sánchez-Bayo a Wyckhuys (2019).

Dle některých autorů hmyz ovšem neubývá celoplošně, ale některé skupiny naopak mohou přibývat. Fox et al. (2014) ukazuje, že 260 druhů anglických nočních motýlů ubylo, ale naopak 160 druhů v abundanci přibylo. Klink et al. (2020) potvrzuje ve své metaanalýze úbytek terestrického hmyzu, nicméně pouze o 9 %, naopak sladkovodní hmyz v abundanci přibyl o zhruba 11 % za deset let. Dle Crossley et al. (2020) dlouhodobé ekologické studie z USA ukazují, že zatímco početnost některých druhů hmyzu klesá, jiné druhy přibývají či zůstávají stejně početné, ve výsledku se ovšem

početnost hmyzu za 36 let výrazně nezměnila. Podle autorů mohou být výzkumy diverzity hmyzu zatížené snahou hledat úbytek, což se projevuje na designu výzkumů.

I díky protichůdným názorům se téma stalo ve vědecké komunitě hojně diskutovaným. Možné hrozivé následky jako je nedostatek potravy v důsledku úbytku opylovačů či kolapsy ekosystémů (Wagner, 2020) pak dopomohly tomu, že se úbytek hmyzu stal celospolečenským tématem. Stále však není k dispozici dostatek kvalitních výzkumů s jasnými daty, které by nám pomohly vrhnout jasné světlo na dynamiku hmyzích populací a případně poskytnout jasné důkazy, zda se lidstvo musí začít tímto problémem výrazně zabývat.

3. Úbytek včel (Anthophila)

Včely (Anthophila) jsou součástí řádu Hymenoptera a podřádu Apocrita, v rámci kterého spadají do skupiny Aculeata (Branstetter et al., 2017). Dále spolu s některými čeledi kutilek patří mezi nadčeleď Apoidea. Součástí této skupiny jsou čeledi Heterogynaeidae, Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae a skupina Anthophila (Debevec et al., 2012). Dle nejnovějších poznatků jsou včely vnitřní skupinou parafiletické skupiny Crabronidae, sesterské skupinám Pemphredoninae + Philanthinae (Branstetter et al., 2017).

Mezi Anthophila patří čeledi Melittidae, Apidae, Megachilidae, Andrenidae, Halictidae, Colletidae a Stenotritidae (Branstetter et al., 2017). Skupina vznikla krátce po vzniku prvních kvetoucích rostlin asi před 140 – 110 miliony let a hrála významnou roli v rozvoji krytosemenných rostlin v křídě (Grimaldi, 1999). Současná diverzita činí přes 20 000 popsáných druhů včel (Ascher a Pickering, 2011).

Včely jsou závislé na pylu, který sbírají z kvetoucích rostlin jakožto potravu pro své potomky, a také zdroj proteinů pro vývin vaječnic u samic (Michener, 2007). Většina dospělců se živí také nektarem stejně jako dospělé kutilky (Spheciformes), jejichž larvy jsou ovšem karnivorní (Michener, 2007). Z této specializace vychází jejich klíčová ekosystémová role. V tropických ekosystémech včely opylují většinu druhů stromů (Frankie et al., 1990), v mírném pásu opylují včely především byliny, ovocné stromy a keře (Michener, 2007). Zachování celé řady habitatů tak závisí na stabilních populacích včel, které zprostředkovávají reprodukci rostlin. Například ve středomoří včely tvoří až 39 % všech opylovačů (Petanidou a Ellis, 1993). Pokud včely vymizí, jsou v ohrožení nejen populace volně žijících rostlin (Biesmeijer et al., 2006), ale také produkce lidmi pěstovaných plodin jako je zelenina, ovoce, luštěniny či len a bavlna (Aizen et al., 2008a; Michener, 2007; Simon G. Potts et al., 2010).

Mezi včelami najdeme potravní a opylovací specialisty i generalisty, avšak i mezi generalisty mají včely silné potravní preference. Mezi typické generalisty patří například *Apis mellifera* (včela medonosná). Druhy specializované na konkrétní druh rostliny jsou klíčové, protože kvalita jejich opylování bývá vyšší, než je tomu při opylení generalistou (Westerkamp, 1991).

Apis mellifera, stejně jako většina čmeláků (Bombini), vytváří eusociální společenství a díky tomu aktivují po velkou část sezóny. V důsledku toho se však nemohou spolehnout na jeden zdroj a výrazněji se specializovat, na rozdíl od včel s krátkou sezónou. Proto najdeme specialisty především mezi solitérními včelami (Osborne et al., 1991). Většina druhů včel není striktními specialisty – navštěvují více druhů rostlin, nicméně soustředí se na květy s podobnou strukturou. Důležitá je především délka květních obalů (Osborne et al., 1991). Dlouhá sezóna sběru včely medonosné a čmeláků není jediným rozdílem oproti většině včel ze skupiny Anthophila. Větší průměrná velikost těla spojená s lepší tolerancí k chladu a schopností aktivovat při nižších teplotách dává včele medonosné a čmelákům velkou výhodu při kompetici o zdroje oproti ostatním včelám (Goulson, 2003). Dle některých autorů ke kompetici mezi včelou medonosnou a ostatními včelami nedochází (Roubik a Wolda, 2001; Steffan-Dewenter a Tschardt, 2000), jiné studie ovšem dokazují opak (Henry a Rodet, 2018; Shavit et al., 2009). Další významnou vlastností včely medonosné a čmeláků je socialita, která poskytuje více možností riskovat při získávání zdrojů, protože ztráta jednoho jedince, na rozdíl od samotářských včel, není fatální (Moritz et al., 2005). Možná kompetice mezi včelou medonosnou, čmeláky a ostatními včelami je spolu s odlišnými vlastnostmi těchto skupin důvodem, proč je nutné tyto skupiny z hlediska jejich ubývání posuzovat zvlášť. Nárůst abundance včely medonosné totiž může znamenat pokles abundance ostatních druhů včel a naopak (Henry a Rodet, 2018; Shavit et al., 2009). Navíc jsou její populace záměrně ovlivňovány aktivitou včelařů, naopak populace ostatních druhů včel jsou pak ovlivňovány člověkem spíše náhodně. Z hlediska observace úbytku je tedy nutné včelu medonosnou vyčlenit zvlášť, a proto i v této práci je stavu včely medonosné věnována samostatná kapitola a veškerý text o úbytku skupiny Anthophila se jí netýká. Obdobně pak není v této práci kladen důraz na čmeláky.

3.1. Pozorované úbytky v abundanci a diverzitě u skupiny Anthophila

3.1.1. Evropa

Většinu populací včel (Anthophila) tvoří částeční specialisté s omezeným zdrojem hnízdních habitatů a potravních zdrojů (Roulston a Goodell, 2010). Více specializované druhy zároveň bývají více ohrožené (Packer et al., 2005). Studie z Velké Británie a Nizozemska poukázala, že více ohrožené jsou oligolektické druhy, které ubývají významněji než druhy polylektické.

Významnější jsou také úbytky druhů s pomalejším vývojem, jednou generací za sezónu, habitatových specialistů, druhů s dlouhým ústním ústrojím a druhů samotářských. Pokles diverzity těchto včel byl zaznamenán pomocí historických záznamů na 52 % sledovaného území ve Velké Británii (čtverce 10 km x 10 km) a dokonce na 67 % v Nizozemsku. Naopak nárůst diverzity byl pozorován pouze na 10 %, respektive 4 % v těchto zemích (Biesmeijer et al., 2006). Bartomeus et al. (2013) ovšem poznamenává, toto území s extrémní hustotou intenzivního zemědělství nemusí odrážet realitu zbytku světa. Například v horských oblastech Středomoří nebyl pokles diverzity zaznamenán, naopak početnost volně žijících včel během dvaceti let rostla (Herrera, 2019).

Změny v diverzitě opylovačů ovlivňují také rostlinná společenstva (Fontaine et al., 2005). Dle Biesmeijer et al. (2006) ubyly především rostliny specializované na včely a zároveň přibýly rostliny opylované pestřenkami a jiným, méně specializovaným hmyzem. Zdali ubývá diverzita včel, protože ubývá diverzita rostlin, či opačně, není zatím jasné. Jisté je pouze to, že jde o dohromady klesající tandem.

Další výzkum, využívající dlouhodobých historických záznamů Britské entomologické společnosti, zaznamenal úplné vymizení 23 druhů včel včetně dvou druhů čmeláků na území Velké Británie od roku 1853 (Ollerton et al., 2014). Autoři rozdělují vymírání do čtyř period, přičemž nejintenzivněji ubývaly druhy mezi lety 1928-1958. Od roku 1986 pak vymírání zpomaluje, což v severozápadní Evropě potvrzuje také Carvalheiro et al. (2013), mezi lety 1995-2013 pak v Anglii nebyla zaznamenána dokonce žádná extinkce ze skupiny včel. To ovšem neznamená nutně zlepšení situace. Dle Powney et al. (2019) od roku 1980 do roku 2012 poklesla abundance včel o čtvrtinu původní hodnoty, s hlavními úbytky po roce 2007. Studie v Polsku naopak ukázala nárůst diverzity včel v roce 2010 oproti 70. létům minulého století (Banaszak a Ratyńska, 2014). Tento trend ovšem může být dán rozdílnou intenzitou výzkumu, a tudíž výsledky nemusí být plně srovnatelné.

Dle evropského červeného seznamu včel (Nieto et al., 2014) je momentálně ohroženo 9,2 % druhů včel (včetně čmeláků), nicméně pro 56,7 % druhů chybí data potřebná k zařazení do jedné z kategorií červeného seznamu. Je tedy možné, že celkový počet ohrožených včel je mnohem vyšší.

3.1.2. Severní Amerika

V jedné z prvních dlouhodobých studií na Americkém kontinentě v Illinois byl prováděn sběr po 75 letech, přičemž z původních 214 druhů včel bylo objeveno pouze 140 druhů, z čehož 14 druhů nebylo zahrnuto v původní studii. Pokles diverzity činí 32 %, nicméně sami autoři naznačují, že to může být částečně vysvětleno posunem v preferenci hostitelských rostlin (Marlin a LaBerge, 2001). Studie na včelách rodu *Osmia* ve středo-atlantické části Spojených států zaznamenala pokles v abundanci šesti původních druhů za 15 let o 76-91 %. Naopak populace nepůvodních druhů *Osmia*

cornifrons byla stabilní a abundance *Osmia taurus* dokonce vrostla o 800 % (LeCroy et al., 2020). Další dlouhodobá studie sledující společenstvo temperátního lesa v Illinois během 120 let registruje úbytek až 50 % druhů včel, což dle autorů může vyústit ve fenologický nesoulad mezi rostlinami a opylovači (Burkle et al., 2013). Pouze 24 % interakcí mezi rostlinami a opylovači ze začátku 19. století přetrvalo do současnosti a 45 % ze ztracených interakcí je možno vysvětlit vymizením druhů včel z místa studie. Změny autoři vysvětlují právě úbytkem abundance včel, ale také změnou chování, fyziologie a fragmentací krajiny. V souhrnné studii pro celé Spojené státy, Koh et al. (2016) uvádí, že mezi lety 2008 až 2013 pokleslo v abundanci 23 % včel. Dále autoři uvádí, že plodiny závislé na opylování vykazují čím dále větší nesoulad mezi poptávkou po opylovačích a jejich možnostmi.

Některé studie ovšem vykazují mírnější výsledky. Studie z New Hampshire na severovýchodě USA analyzovala z muzejních dat 119 druhů včel mezi lety 1891-2016. Zatímco 14 druhů včel významně ubylo, 8 druhů přibýlo. Více než polovina ubývajících druhů pak vykazovala jasný posun ve výskytu z hlediska nadmořské výšky a zeměpisné šířky (Mathiasson a Rehan, 2019). Dlouhodobá studie z Minnesoty na včelách z čeledi Megachilidae porovnávala sbírku z let 1937 a 1938 se sběry z let 2011 až 2013. Druhová bohatost byla sice významně nižší než před 75 lety, nicméně po extrapolaci dat vzhledem k odhadu reálné diverzity nebyla pozorována významná změna (Gardner a Spivak, 2014). Jiná dlouhodobá studie během 140leté periody pomocí více než 30 000 muzejních záznamů na 438 druzích včel zaznamenala strmý pokles v abundanci pouze u tří druhů náležících do rodu *Bombus*, ostatní rody vykazovaly pouze mírný pokles. U 56 % druhů však přesto docházelo k významným změnám v abundanci v průběhu let (Bartomeus et al., 2013). Jako vlastnosti asociované s úbytkem pak autoři uvádí velkou velikost těla, nízkou ekologickou a fenologickou valenci a vysokou specifitu potravy. Dále autoři uvádějí, že nejvíce ubývají druhy obývající areál s nízkým rozsahem zeměpisné šířky, a to především na severu.

3.1.3. Tropy

V tropických oblastech je zkoumán úbytek včel zatím jen velmi omezeně. Pokles v abundanci byl zaznamenán v roce 2009 u samců včel skupiny Euglossini z brazilského pralesa. V porovnání s předešlou studií před 12 lety poklesla abundance druhu *Euglossa marinae* o 50 %. Naopak u druhů více tolerantních k otevřeným habitatům početnost jedinců v populaci vzrostla (Nemésio, 2013). Další studie na včelách tribu Euglossini ovšem žádný jasný trend neprokázala. Roubik (2001) v dlouhodobé studii mezi lety 1979-2000 z Panamského pralesa uvádí, že zatímco 4 druhy v početnosti poklesly, 9 přibýlo a 23 zůstalo bez významné změny.

Ve studii z tropického střídavě vlhkého lesa v Kostarice byla porovnávána diverzita včel navštěvujících strom *Andira inermis* v roce 1972 oproti letům 1996, 1999 a 2004. Z původních 70 druhů v roce 1972 bylo v dalších letech zaznamenáno pouze kolem 30 druhů (Frankie et al., 2009).

3.1.4. Shrnutí

Celkově se tedy dá usuzovat, že přinejmenším v Evropě a Severní Americe k nějakým úbytkům včel opravdu dochází. Signifikantní úbytky zaznamenala většina studií, naopak nárůsty v početnosti byly zaznamenány především u invazních druhů včel. Z dostupných studií ovšem, dle mého názoru, zatím nelze usuzovat společný trend (například: napříč evropskými květnatými loukami pozorujeme úbytky početnosti i diverzity druhů o x % ročně). Zatím jsme tedy odkázáni pouze na data jednotlivých studií, která ovšem mohou reflektovat pouze místní stavy.

3.2. Včela medonosná

Včela medonosná zaujímá ve skupině Anthophila zvláštní postavení. Liší se od většiny skupiny nejen tím, že vytváří velká eusociální společenstva, ale zejména tím, že je již od 5 tisíciletí př.n.l. domestikována a využívána člověkem k tvorbě medu, vosku, propolisu a dalších produktů (Crane, 1999). Také proto se rozšířila po celém světě a stala se dominantním opylovačem v krajině mírného pásu (Moritz et al., 2005). Lidé již po staletí kontrolují reprodukci a rozšíření včely medonosné a působí na ni tedy významně odlišným způsobem než na zbytek včel ze skupiny Anthophila (Crane, 1999).

Včela medonosná je považována širokou veřejností, a především farmáři, za nejdůležitějšího opylovače (Kennedy et al., 2013). Podílí se odhadem na 13 % všech návštěv květů na celém světě (Hung et al., 2018) a hodnota opylovacích služeb včely medonosné v USA v roce 2000 byla odhadnuta na 14,6 miliard dolarů (Morse a Calderone, 2000). Breeze et al. (2011) uvádí, že včela medonosná zajišťuje 34 % opylovacích služeb ve Velké Británii, avšak v roce 1984 to bylo dokonce 70 %.

Včela medonosná je opylovací generalista, to znamená, že při opylování rostlin je mnohem méně efektivní než druhy specializované (Westerkamp, 1991), protože efektivní opylení vyžaduje kompatibilitu mezi morfologií rostliny a opylovače (Burd, 1994). Kvalita opylování má vliv na reprodukci rostlin, kvalitněji opylené rostliny mají větší šanci na rozmnožení a produkci semen (Galen a Newport, 1988; Jennersten a Morse, 1991). Včela medonosná vykazuje u mnoha rostlin významně nižší kvalitu opylení (Batra, 1995; Conner et al., 1995; Garibaldi et al., 2013; Westerkamp, 1991), proto není možné nahradit úbytek opylovačů pouze včelou medonosnou, což je častou snahou farmářů. Tento argument podporuje také fakt, že včela medonosná je náchylná k nemocem, jako je například varroóza, včelí mor apod., které v některých případech vedou k masovým úhynům

celých včelstev (Ellis et al., 2010). V případě kombinace nedostatku volně žijících včel a dalších opylovačů s masovým úhynem včely medonosné v důsledku nemoci může nastat opylovací krize, tedy nedostatečný počet opylovačů potřebných k opylení všech rostlin (Ghazoul, 2005; Simon G. Potts et al., 2010).

3.2.1. Úbytek včely medonosné?

Stav početnosti jedinců včely medonosné, počet kolonií a jejich dynamika se ve světě značně liší. Časté jsou případy, kdy uhynie velká část včelstev, například ve Spojených státech klesl počet kolonií mezi lety 1947-2008 z necelých 6 milionů na téměř 2 miliony, což činí 0,9% roční pokles (Ellis et al., 2010). V roce 2016 pak roční ztráta kolonií amerických včelařů činila 40,5 % (Kulhanek et al., 2017). V Evropě mezi lety 1985-2005 průměrně poklesl počet kolonií o 16 %, nicméně ve Středomoří počet kolonií o 13 % vzrostl (Simon G. Potts et al., 2010). V Jihoafrické republice zaznamenali roční pokles kolonií v letech 2009-2010 o 29,6 %, následující rok pak dokonce o 46,2 % (Pirk et al., 2014). Naopak v Číně ztráta mezi lety 2013-2017 činila pouze 8,7 % kolonií.

Za tyto poklesy stojí kombinace různých vlivů. Kolonie téměř na celém světě jsou napadány ektoparazitou *Varroa destructor*, který je navíc přenašečem různých virových onemocnění. Dalšími významnými patogeny jsou například *Nosema apis*, *Malpighamoeba mellificae*, *Aethina tumida* či virus chronické paralýzy nebo deformovaných křídel (Ellis a Munn, 2005). Mnohonásobná infekce s patogeny spojená s environmentálními stresory, jako je fragmentace krajiny, používání pesticidů (např. DDT nebo neonikotinoidy v minulosti) či nedostatek potravy vede mimo jiné k nedostatku genetické diverzity a zhoršené životnosti, syndromu zhroucení včelstev (CCD) a v konečném důsledku tak dochází k masivním úbytkům (Ellis et al., 2010; Simon G. Potts et al., 2010).

Poklesy se týkají i divokých včel medonosných v Americe a Evropě. Za jejich úbytek může nejpravděpodobněji také *V. destructor* (Simon G. Potts et al., 2010).

Přese všechny tyto jednotlivé poklesy ovšem celosvětově množství kolonií včely medonosné vzrostlo asi o 45 % mezi lety 1961 a 2008. Ztráty kolonií z Evropy a Severní Ameriky vykompenzovaly velké nárůsty především v Argentině a Číně (Aizen a Harder, 2009).

4. Příčiny úbytku včel

4.1. Ztráta habitatu, změny v krajině a intenzifikace zemědělství

Ztráta původního habitatu včel, defragmentace krajiny skrze spojování polí do velkých lánů (viz Obr.3) a s tím spojená intenzifikace zemědělství je všeobecně vnímaná jako hlavní příčina úbytku včel (Brown a Paxton, 2009; Grab et al., 2019; Simon G. Potts et al., 2010). Meta-analýza zaměřená

na ovlivnění velikosti populace včel lidmi potvrdila právě ztrátu habitatu jako jedinou signifikantně negativní disturbanci (Winfree et al., 2009). Včely jsou ohroženy především s tím spojenou redukcí zdrojů potravy a hnízdních možností (Simon G. Potts et al., 2010). Nejedná se však pouze o včely, ztráta habitatu je z velké části důvodem úbytku celkové biodiverzity (Foley et al., 2005).



Obr.3: Rozdílná velikost a struktura polí na česko-rakouské hranici. Zatímco česká pole byla v důsledku intenzifikace zemědělství v druhé polovině minulého století spojena do velkých celků, rakouská pole zůstala rozdělena a drobná políčka tak vytváří v krajině mozaikovitou strukturu. Okraje cest, meze a více druhů pěstovaných plodin tvoří pro včely vhodnější prostředí než velké lány polí (<https://mapy.cz/s/gabezecozu>).

V souhrnné studii Ricketts et al. (2008) poukazuje na jasný trend v poklesu diverzity opylovačů s větší vzdáleností od přírodního habitatu. Asi 38 % zemského povrchu je využíváno k zemědělským účelům (Foley et al., 2005), pole spolu s urbanizací způsobují izolaci přírodních habitatů a vytváří jejich ostrůvkovité uspořádání. Mezi ostrůvky je mnohdy náročné migrovat, protože v krajině chybí přirozené biokoridory (Fahrig, 2003). Velká vzájemná vzdálenost malých ostrůvků s populacemi včel spolu s nedostatečnou úživností jednotlivých ostrůvků vede ke vzniku malých populací, které snadno mohou podlehnout genetické degradaci (Ellis et al., 2006). Také je na těchto ostrůvcích markantnější vliv invazních organismů, parazitů a patogenů než na velkých územích se stabilními populacemi (Stout a Morales, 2009). Obecně platí, že čím větší je plocha ostrůvku, tím větší je diverzita druhů včel (Steffan-Dewenter et al., 2006). Přílišná redukce přírodně blízkých habitatů tedy vede ke snižování diverzity i abundance včel.

Na druhé straně, některé lidmi vytvořené habitáty mají na výskyt včel pozitivní efekt. Například část urbánních stanovišť podporuje výskyt druhů hnízdních v dutinách (viz Obr.4) (Cane et al., 2006;

Carré et al., 2009). Zároveň včely, jakožto vysoce mobilní organismy, jsou adaptované na využívání vhodných ostrůvků v krajině a negativní efekt ztráty původního habitatu může být pro některé druhy této skupiny zmírněn (Carré et al., 2009).



Obr.4: Některá suburbánní stanoviště mají na hnízdění včel pozitivní efekt. Polorozbořené zídky s velkým množstvím dutin či volné plochy bez vegetace s obnaženým substrátem jsou vhodnými hnízdními stanovišti pro značnou část volně žijících včel. (Foto: Vít Bureš; Severní Makedonie)

Vlivy urbanizace ovšem nejsou pouze pozitivní. Rozšiřování obydlené plochy lidmi, spojené se stěhováním od roku 1950 z měst na venkov, vede ke zvýšené disturbanci přírodních habitatů (Hansen et al., 2005). Vlivem urbanizace poklesla diverzita včel v Brazílském městě Curitiba od roku 1980 o 45 %, ovšem abundance sociálních včel a včel využívajících dutiny vzrostla. Nejvíc postiženou ekologickou skupinou naopak byly malé včely hnízdící v zemi (Cardoso a Gonçalves, 2018). V souhrnné analýze pak Hernandez et al. (2009) potvrzuje obecně pozitivní přínos urbanizace pro druhy hnízdící v dutinách, ale naopak negativní na specializované opylovače.

4.2. Znečištění a chemizace půdy

Použití pesticidů významně zvyšuje zemědělské výnosy, nicméně je v přímém rozporu s udržitelným prostředím pro včely (Goulson et al., 2015). Herbicidy používané pro redukci nežádoucích polních rostlin vytvářejí z polí monokultury jedné plodiny, navíc splachy herbicidů po dešti působí i na flóru v okolí pole a tím redukuje potravní zdroje pro opylovače (Schmitz et al., 2013).

Včely ohrožuje samozřejmě také přímé použití insekticidů. Sanchez-Bayo a Goka (2014) označili jako nejvíce nebezpečné insekticidy pro včely, konkrétně pro včelu medonosnou, neonikotinoidy (thiamethoxam, imidacloprid, clothianidin) a organofosfáty (fosmet a chlorpyrifos). Neonikotinoidy působí jako neurotoxiny hmyzu a skrze blokaci nikotinového-acetylcholinového receptoru vedou k paralýze a případně následné smrti hmyzu (Bai et al., 1991). Tím je významně zhoršena schopnost reprodukce a přezimování populací včel (Tsvetkov et al., 2017). Obdobně organofosfáty paralyzují centrální nervový systém pomocí blokace acetylcholinesterázy, která nemůže rozkládat neurotransmitter acetylcholin, což vede k patologickým stavům (Marrs, 1993). Letální dávka imidaclopridu (LD50) pro včelu medonosnou po orální stimulaci činí 4-5 ng (Suchail et al., 2000). Významné jsou ovšem také dlouhodobé účinky. Pouhých 0,25 µg/kg imidaclopridu v medu u přezimujících včel je letální pro většinu kolonie (Rondeau et al., 2014). Woodcock et al. (2016) uvádí, že neonikotinoidy ošetřená řepka olejná může za úbytek až 20 % potomstva u druhů včel *Halictus tumulorum*, *Lasioglossum fulvicorne*, *L. malachurum*, *L. pauxillum* a *Osmia spinulosa*.

Ještě v roce 2008 zabíraly neonikotinoidy na celosvětovém trhu insekticidů 24 % (Jeschke et al., 2011). Použití neonikotinoidů bylo následně Evropskou unií částečně zakázáno, ale definitivní zákaz těchto tří neonikotinoidů přišel až v roce 2018. (*Commission Implementing Regulation (EU) 2018/783, 2018/785; 2018/784, No 540/2011*). Zatímco Evropský úřad pro kontrolu potravin vydal v roce 2019 stanovisko, že chlorpyrifos nemůže být nadále používán (*Commission Regulation (EU) 2020/1085, No 396/2005*), fosmet je i přes vysokou toxicitu pro včely možné používat (Alston et al., 2007).

Zákazy toxických insekticidů jistě mají potenciál vytvářet udržitelné prostředí pro opylovače. Otázkou ovšem zůstává, zdali zákazy starých insekticidů nezpůsobí příchod nových, jejichž dlouhodobé účinky na hmyz mohou být daleko horší. Většina přípravků bývá testována pouze na krátkodobý účinek na včely, dlouhodobý účinek insekticidu na populace opylovačů může schvalovacímu procesu uniknout.

4.3. Klimatická změna

Jedním z celosvětově nejdiskutovanějších enviromentálních témat je bezesporu klimatická změna. Z hlediska opylovačů, a tím pádem i včel, se zdá být rizikový možný posun ve fenologii oproti rostlinám. Kvetení rostlin není ovlivněno pouze teplotou, ale také fotoperiodou. Zvyšující se teplota tak na brzkém jaře může způsobit aktivaci opylovačů dříve, než budou dostupné zdroje potravy v podobě kvetoucích rostlin (Willmer, 2012). Další fenologický nesoulad může nastat při posunu opylovače do vyšších nadmořských výšek, kde bývá průměrná teplota nižší. Například ve Španělsku byl zaznamenán posun čmeláků do vyšších nadmořských výšek za dvě dekády, během nichž stoupla lokální teplota o 0,9 °C (Ploquin et al., 2013). V rámci 130 let se fenologie volně žijících včel v Severní Americe posunula průměrně o 10 dní, přičemž největší změny nastaly po roce 1970 (Bartomeus et al., 2011). Tento posun pak významně ovlivňuje především druhy specializované, a to jak opylovače, tak rostliny. Posun opylovače do vyšších nadmořských výšek či jeho časnější výlet může vyústit v situaci, kdy rostlina vyžadující specifického opylovače v čase či místě nebude opylena (Hegland et al., 2009). Zároveň fenologický posun kvetení rostlin způsobuje, že 17 – 50 % opylovačů může trpět nedostatkem potravy (Memmott et al., 2007).

Významné rozdíly v reakci na teplotu jsou mezi včelou medonosnou a dalšími včelami. Dospělci včely medonosné zůstávají přes zimu aktivní a regulují tak teplotu úlu. Oproti tomu většina včel přečkává zimu v larválním stádiu či v diapauze. To má důsledky v rozdílném jarním výletu těchto skupin (Bartomeus et al., 2011).

Goulson et al. (2015) také asociuje klimatickou změnu s častější incidencí extrémních klimatických jevů jako jsou bouřky, záplavy či sucha a předpokládá, že tyto jevy mají také obrovský vliv na komunitu včel. Nutné je ovšem poznamenat, že samotný růst teploty může mít v některých oblastech na diverzitu včel, jakožto primárně teplomilných organismů, spíše pozitivní vliv. V tomto ohledu literatura neposkytuje dostatečné odpovědi a je třeba dalších výzkumů.

4.4. Invaze nepůvodních druhů

Invaze jsou obecně vnímané jako důležitý faktor zapříčiňující změnu biotických podmínek (Mack et al., 2000). Včely, jakožto opylovači, nejsou ohrožené pouze invazí konkurenčních druhů včel, ale také invazí rostlin, které ohrozí původní rostlinné společenstvo (Stout a Morales, 2009). Invazní rostliny narušují přirozené opylovací sítě tím, že oslabují původní mutualistický vztah mezi rostlinou a opylovačem. To může vyústit v destabilizaci ekosystému (Aizen et al., 2008b). Z hlediska opylovačů se tak dostávají do problémů specialisté, kteří nejsou schopni využít nového zdroje, který zároveň oslabil zdroj původní (Stout a Morales, 2009). Naopak pro generalistické druhy může být invaze výhodná (Memmott a Waser, 2002). Invaze rostlin mají ovšem také přímé dopady na včely.

Například místní druhy malých včel v Tasmánii nemohou opylovat invazní rostlinu *Lupinus arboreus*, protože vyžaduje pro opylení velké druhy včel, domácí druhy se tedy *L. arboreus* vyhýbají, jakožto neefektivnímu zdroji potravy, nicméně rostlina je dále opylována invazním čmelákem *Bombus terrestris* (Goulson, 2003; Stout a Morales, 2009). Podobně na Floridě invazní *Solanum torvum* vyžaduje specifický typ opylování – „buzz pollination“ a proto rostlina nemůže být zdrojem potravy pro místní včely ze skupiny Halictidae (Liu a Pemberton, 2009). Stout a Morales (2009) zmiňují také důležitost kvality pylu a nektaru invazivní rostliny. Pokud je potrava pro včely nutričně hodnotná, dopad invaze nemusí mít tak velký vliv jako v případě invazí rostlin s nízkonutričním pylem.

Invaze jiných druhů včel s sebou přináší další negativní důsledky pro místní populace včel. V první řadě je to zvýšení kompetice o zdroje potravy i hnízdní možnosti, dále riziko infekce patogeny či případně hybridizace (Goulson, 2003). Nejvýznamnějším invazním druhem včely je včela medonosná, která je nyní rozšířená po celém světě kromě Antarktidy (Goulson a Sparrow, 2009). Dalšími invazními druhy včel jsou čmeláci, zaznamenané byly ale také invaze druhů z rodů *Nomia*, *Osmia* a *Megachile* (Goulson, 2003) či *Ceratina* na Havajských ostrovech (Shell a Rehan, 2019).

4.5. Parazitismus a infekce

Vliv parazitismu a infekcí je studován především u včely medonosné a čmeláků (Anderson et al., 2011; Baer a Schmid-Hempel, 2003; Sadd a Barribeau, 2013; Yang a Cox-Foster, 2007), nicméně o vlivu na volně žijící včely je známo málo. Patogeny včely medonosné mohou potenciálně ohrozit populace jiných druhů včel, jako je tomu v případě infekce *Nosema ceranae* u čmeláků (Plischuk et al., 2009), ale například Müller et al. (2019) neprokázal negativní vliv *Nosema ceranae*, typického parazita včely medonosné, na druh *Osmia bicornis*. Podobně je tomu u některých běžných RNA virů letálních pro včelu medonosnou. Po vystavení těmto virům nebylo přežívání včel *Megachile rotundata* a *Colletes inaequalis* ovlivněno (Dolezal et al., 2016).

Riziko přenosu patogenů, především mezi včelou medonosnou a volně žijícími včelami, je ovšem reálné, protože mnoho virů není hostitelsky specifických (Levitt et al., 2013). V případě oslabení opylovačů dalšími stresory pak hrozí pomyslná poslední kapka v podobě infekcí kvůli oslabené imunitě (Meeus et al., 2018).

4.6. Konkurence

V případě, že dva nekřížící se organismy sdílí stejné prostředí, využívají podobné přírodní zdroje, tedy obecně využívají stejnou ekologickou niku, hrozí tomu méně kompetitivně schopnému, například z hlediska rychlosti rozmnožování, kompetitivní vyloučení a případně extinkce (Hardin, 1960). Volně žijícím včelám pak hrozí konkurence především ze strany včely medonosné (Goulson,

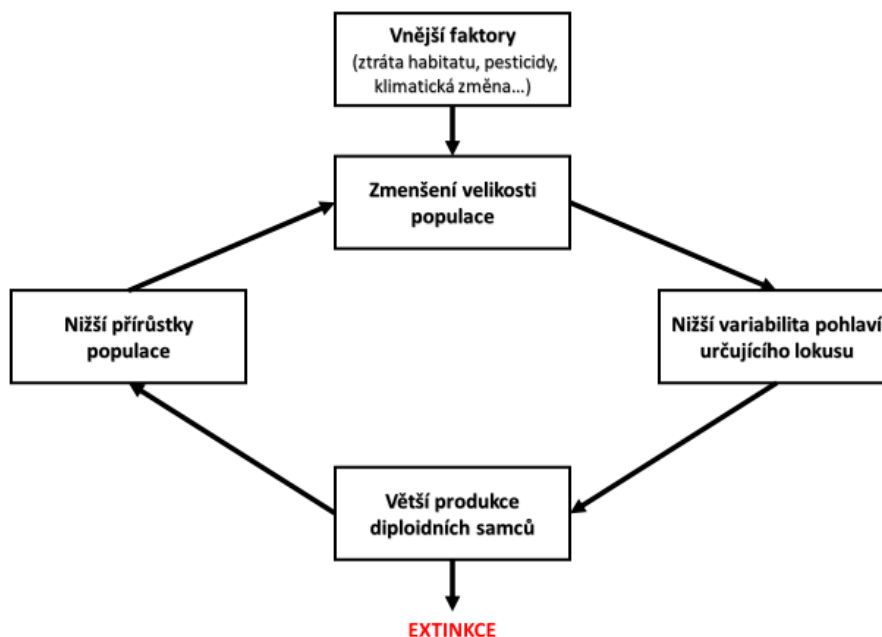
2003; Shavit et al., 2009), která je jedním z nejhojnějších a nejrozšířenějších druhů hmyzu na celém světě (Goulson a Sparrow, 2009). Podobné riziko představují také druhy *Bombus terrestris*, invazní na Novém Zélandu, v Japonsku a Tasmánii a *Megachile rotundata*, původní v Evropě, dnes rozšířená také po Severní Americe (Goulson, 2003).

Goulson (2003) shrnuje hlavní rizika těchto druhů směrem k místní biotě: 1. Kompetice s původními druhy o rostlinné zdroje; 2. kompetice o hnízdní zdroje; 3. přenos patogenů a parazitů na místní organismy; 4. změny společenstva místní flóry a za 5. opylování nepůvodních rostlin. Problémy ovšem včela medonosná nezpůsobuje pouze v nepůvodních oblastech svého výskytu, ale také v Evropě, kde je historicky vnímaná jako původní organismus (Michener, 1974). Umělé přikrmování lidmi v zimě, péče a přechovávání vyúsťuje v přítomnost včely medonosné v mnohem vyšších populačních hustotách, než by se včela vyskytovala přirozeně (Goulson, 2004). Tím je vytvářen velký konkurenční tlak a činí z včely medonosné hrozbu pro volně žijící včely po celém světě.

4.7. Aleeho efekt a genetická degradace

Velikost populací má vliv na genetickou diverzitu druhů (Frankham, 1996). V případě velmi malých populací dochází v důsledku genetického driftu ke ztrátě variability genetické informace, dochází k inbreedingu, zhoršenému přežívání populace, a případně k jejímu zániku (Keller a Waller, 2002; Nei et al., 1975; Reed, 2005). Ekologické a evoluční vlastnosti druhu mají vliv na genetickou výbavu populací. Druhy specializované například na konkrétní habitat mají všeobecně nižší genetickou variabilitu než druhy generalistické (Nevo, 1978). Mnoho, dříve rozšířených, druhů dnes přežívá v malých, izolovaných populacích. Kvůli velké geografické vzdálenosti navíc nemohou vytvářet životaschopné metapopulace a extinkce vyvažovat rekolonizacemi (Habel a Schmitt, 2018). Právě izolovanost malých populací vede ke snížené genetické heterogenitě (Shifman a Darvasi, 2001) a tím obecně k menší odolnosti druhů vůči disturbancím či infekcím (Baer a Schmid-Hempel, 2001; Schmid-Hempel, 1997). Malé populace navíc mimo jiné ohrožuje také Aleeho efekt, kdy populace pod kritickým počtem jedinců neodvratně směřuje k zániku (Allee, 1927; Dennis, 1989). Čím menší a izolovanější populace jsou a čím menší je efektivní velikost populace (N_e), tím méně se jedinci páří a zvyšuje se riziko Aleeho efektu (Kramer et al., 2009). Zároveň sociální druhy včel mají z důvodu malého množství reprodukcí se jedinců v průměru menší efektivní velikost populace (N_e) (Graur, 1985), na kterou má negativní vliv také haplodiploidita včel (Winkert et al., 2019; Zayed a Packer, 2005). Ovšem výhodou existence haploidních samců je silnější selekce negativních mutací než je tomu u samců diploidních (Goldstein, 1994) a druhy jsou tak schopné přežít inbreeding (Hoy, 1977; Thornhill, 1993). I přesto je negativní vliv inbreedingu značný. Pohlaví včel je určeno jediným lokusem (Whiting, 1943). Při inbreedingu se snižuje variabilita tohoto pohlaví určujícího lokusu, což má negativní vliv na přežívání populací (Brückner, 1978). V populaci mohou vznikat

diploidní samci, kteří jsou sterilní, to vede ke snížení nárůstu populace a tím k dalším extinkcím (viz Obr.5) (Zayed a Packer, 2005).



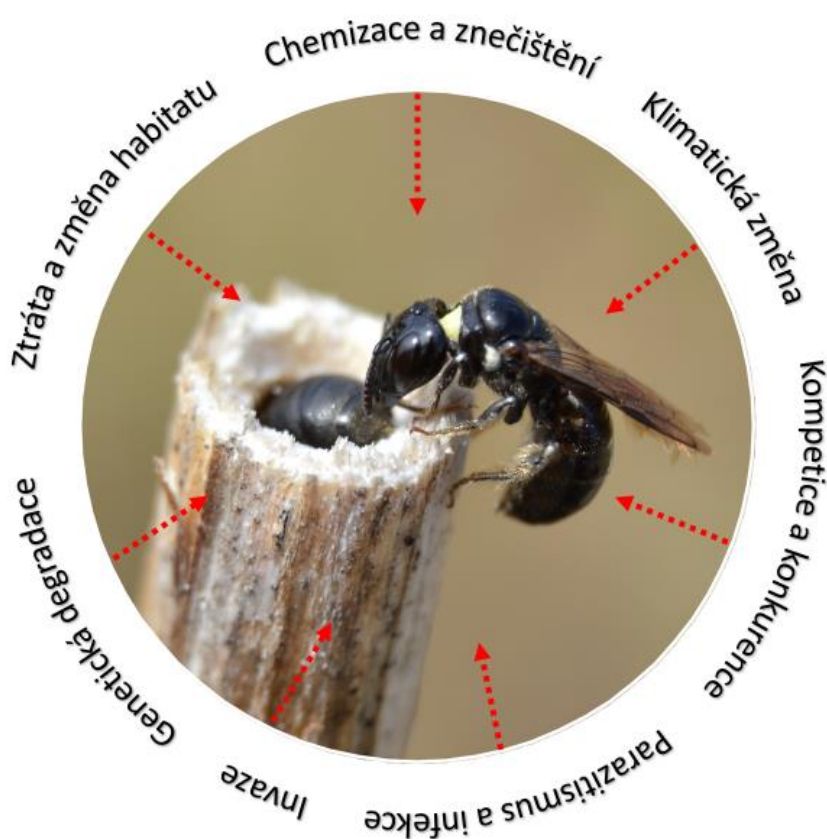
Obr.5: Spirála extinkce v důsledku vzniku diploidních samců u haplodiploidních druhů. Pokud dojde ke zmenšení velikosti populace a následnému bottle-neck efektu a inbreedingu, sníží se variabilita pohlaví určujícího lokusu. Pokud je jedinec v tomto lokusu heterozygot, vyvíjí se dále jako samice. Pokud je ovšem homozygot, vzniká diploidní samec, který je obvykle neživotoschopný či neplodný. Nižší variabilita alel pohlaví určujícího lokusu tedy v populaci zvyšuje šanci na vznik homozygotů. Převzato od Zayed a Packer (2005), upraveno.

Na druhé straně včely, jakožto dobře mobilní organismy, nejsou fenoménem inbreedingu ohrožené takovou měrou jako organismy sedentární, pro které je náročná migrace mezi jednotlivými populacemi (Peterson a Denno, 1998). Nicméně mezi včelami najdeme nemalé množství specializovaných druhů, ať už na hostitelské rostliny či habitaty. V případě příliš velkých vzdáleností mezi habitaty vhodnými pro specialistu však nemusí být dobrá mobilita pro zachování genetické variability dostatečná.

4.8. Celkové shrnutí příčin úbytku

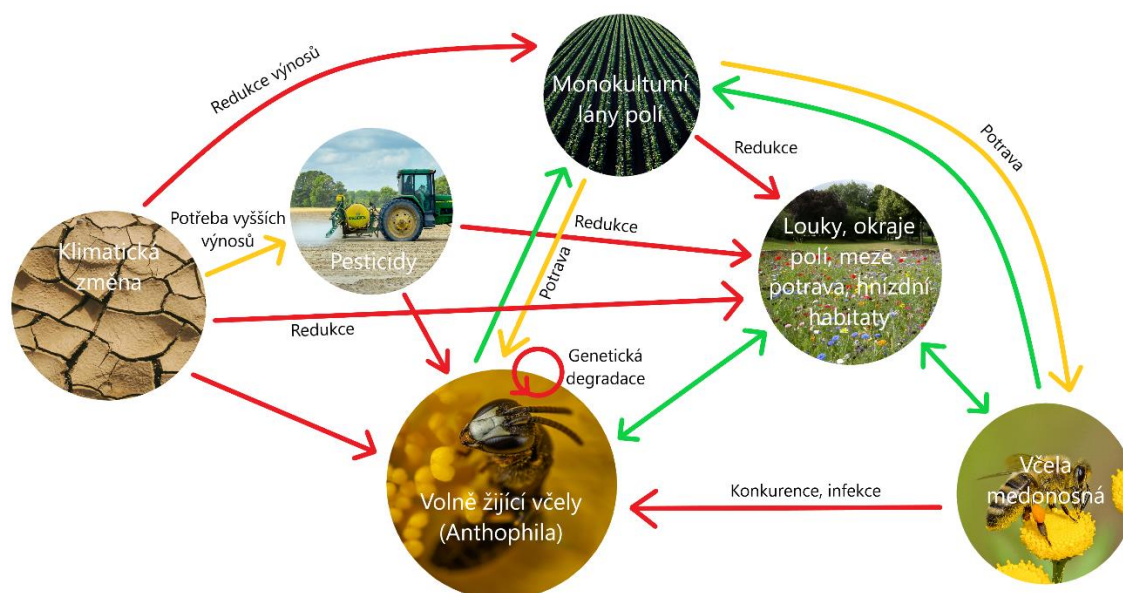
Největší riziko pro včely (*Anthophila*) nepředstavují jednotlivé příčiny jejich úbytku, nýbrž jejich kombinace (Goulson et al., 2015) (viz Obr.6). Jednotlivé negativní jevy se běžně v přírodě

nevyskytují samostatně, ale v jakémsi propojení. Ilustrovat si to můžeme na příkladu naší, středoevropské krajiny. Velké lány polí vznikající od 50. let minulého století vedly k masivnímu úbytku přirozených habitatů pro včely – meze, louky, stepi, neobhospodařovaná políčka (Feranec et al., 2000). Následné masivní postřiky polí pesticidy zničily kvůli splachům z polí okolní kvetoucí rostliny jako zdroj potravy pro včely či přímo negativně interagovaly s hmyzem (Matthews, 2018; Schmitz et al., 2013). Tyto zásahy vedly k redukcí populací některých druhů do menších izolovaných oblastí (Niето et al., 2014), kde hrozí genetická degradace či Alleeho efekt v případě až přílišného úbytku druhu. Pokles opylovačů a s tím spojená rizika, především z hlediska zemědělské úživnosti, pak mají lidé tendenci vyrovnávat zvýšením počtu kolonií včely medonosné (Garibaldi et al., 2014). Toto celé ovšem vede ke zvýšení konkurenčního tlaku na zbývající populace volně žijících včel (Goulson, 2004). Pro dokonalé dokreslení apokalyptického obrázku se ještě přidává efekt klimatické změny, která některým druhům skrze sucha, záplavy a v neposlední řadě zvyšování teploty zasazuje pomyslnou poslední ránu (Goulson et al., 2015) (viz Obr.7).



Obr.6: Vizualizace působení kombinace negativních vlivů na volně žijící včely. Na obrázku *Ceratina nigrolabiata* (Apidae). (Foto: Vít Bureš)

Je nutné poznamenat, že výše popsaný stav neplatí pro všechny světové oblasti. Na různých místech, mají jednotlivé negativní vlivy odlišné zastoupení a různou intenzitu. Například v tropech či v horských oblastech Středomoří některé studie negativní dopady na včely nezaznamenaly (Herrera, 2019; Roubik, 2001) .



Obr.7: Vizualizace vztahů organismů a prostředí ve středoevropské krajině. Zeleně označené interakce znamenají pozitivní vlivy a zároveň se ve všech případech týkají opylování. V případě obousměrných zelených šipek dochází k pozitivnímu efektu jak pro rostlinu, tak pro opylovače. Červené čáry představují různé negativní vlivy a žluté označují vlivy s nevyjasněným vztahem. (Autor: Vít Bureš)

5. Pozitivní fenomény zvyšující diverzitu a abundanci včel

I přes veškeré negativní jevy působící na volně žijící včely zaznamenáváme některé pozitivní fenomény, které naopak diverzitu i abundanci včelích společenstev podporují. Mnohé iniciativy – Planet Bee foundation, The Wildlife trust, Pollinator partnership a další dlouhodobě napomáhají udržitelnosti včelích společenstev skrze tyto pozitivní efekty.

5.1. Extenzivní hospodaření

Jednou z hlavních cest ke stabilitě komunit opylovačů je návrat k extenzivnímu, udržitelnému hospodaření (Kevan et al., 1990). Zemědělství prováděné na polích s menší rozlohou, oddělených mezemi, okraji cest, lesíky apod. bez použití pesticidů, podporuje kvetoucí rostliny a tím i jejich

opylovače (viz obr.8) (Kevan et al., 1990). Důležitým faktorem je také kvalitní management luk. Extenzivní způsoby obhospodařování, jako je kosení a správné načasování senoseče, významně ovlivňují diverzitu včelího společenstva (Buri et al., 2014; Franzén a Nilsson, 2008). Obdobně působí také šetrná pastva dobytka (Franzén a Nilsson, 2008; Zhu et al., 2012).



Obr.8: Ukázka extenzivně obhospodařované krajiny v rumunském Banátu. Mozaikovitá krajina polí s malou rozlohou a různými plodinami spolu s květnatými mezemi vytváří dostatek zdrojů nejen pro hmyz, ale také ptáky či jiné drobné obratlovce. (Foto: Albert František Damaška)

5.2. Městská zeleň a zahrádky

Částečnou náhradou původních ekosystémů mohou být přírodě blízké zahrady v městech a na vesnicích, parky či jiná městská zeleň (Matteson et al., 2008; Threlfall et al., 2017). Více zeleně ve městech má pozitivní vliv na diverzitu i abundanci včel (Turo et al., 2021). Kvetoucí rostliny poskytují pyl a nektar pro dospělé opylovače po celou sezónu, v případě herbivorních housenek motýlů jsou také k dispozici hostitelské rostliny. Výhodné je také vysoké množství dutin pro hnízdění, komposty či hmyzí hotely apod. (Fussell a Corbet, 1992; Osborne et al., 2008). Je nutné ovšem poznamenat, že zahrady a parky nemohou nahradit komplexitu přírodních habitatů. Zdaleka větší význam je pak přikládán spíše celkové obnově ekosystémů a managementům (Majewska a Altizer, 2020).

5.3. Požáry

Pozitivním jevem pro některé druhy včel je požár. Po požáru se mění struktura habitatu, přístupnost zdrojů a trofické interakce (García et al., 2016; Knight a Holt, 2005; Koltz et al., 2018). To má kladný

vliv na abundanci a diverzitu včelího společenstva, díky vzniku nových hnízdních habitatů (Bogusch et al., 2015; Carbone et al., 2019). Pozitivní dopad na opylovače má taky zvýšená produkce pylu a nektaru kvetoucími rostlinami po požáru (Potts et al., 2003). Příliš časté a silné požáry mají ovšem na opylovače opačný efekt (Carbone et al., 2019) a favorizují spíše druhy generalistické (Koltz et al., 2018).

6. Následky úbytku

Neblahé následky úbytku opylovačů, kterých jsou včely významnou součástí, jsou hrozbou nejen pro lidi, ale také pro celé ekosystémy (Allen-Wardell et al., 1998). Kaskádový efekt tohoto problému je patrný především u klíčových entomogamních druhů rostlin (Kearns a Inouye, 1997). Například v tropických a subtropických ekosystémech je přes 1200 druhů obratlovců závislých na fících jako zdroji jejich potravy (Shanahan et al., 2001). V případě kolapsu opylovačů v podobě fíkovnic (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae) hrozí nedostatek potravy mnoha živočichům. Podobná situace nastala po postřiku insekticidem fenitrothionem kolem roku 1970 v Novém Brunsviku v Kanadě. Ten ještě v kombinaci s početnou ptačí populací způsobil ohromné úbytky volně žijících včel. Tato situace vedla k významnému snížení produkce borůvek, důležitému zdroji potravy pro ptáky a mnohé savce, například medvědy. Z lidského pohledu pak tento kolaps způsobil ztrátu milionů dolarů (Allen-Wardell et al., 1998; Kevan, 1977).

Z antropocentrického pohledu pak s úbytkem včel – opylovačů hrozí především častější výkyvy v dostupnosti některých plodin. Ač Aizen et al., (2008a) z globální analýzy vyvozuje, že k ovlivnění výnosu z polí kvůli nedostatku opylovačů nedochází, opačné případy nejsou výjimkou. Příkladem budiž nedostatek opylovačů v podobě volně žijících včel na dýňových polích ve státě New York (USA), ústící ve ztrátu 13 milionů dolarů, či v mandloňových sadech v Kalifornii (USA), kam pro záchranu produkce v hodnotě 800 milionů dolarů bylo nutné importovat včely z několika amerických států (Watanabe, 1994). Ani v případě mírnění následků úbytku včel zvýšeným chovem včely medonosné nezabráníme velkým ztrátám v produkci potravin, neboť opylování volně žijícími včelami prokazatelně zvyšuje jejich výnosy (Garibaldi et al., 2013). Vyšší diverzita včelích opylovačů navíc zvyšuje produkci semen (Hoehn et al., 2008). Náhrada nedostatku opylovacích služeb pouze včelou medonosnou sice může být levné a rychlé řešení, nicméně v případě masových úhynů celých kolonií v důsledku syndromu zhroucení včelstev (Colony collapse disorder), parazitárních či patogenních infekcí, užití pesticidů apod. tato strategie způsobí totální kolaps zemědělství (Johnson, 2007; Kearns et al., 1998).

Ač případů totálního kolapsu opylovacích služeb a jeho následku jak pro lidi, tak pro přírodní ekosystémy zatím není mnoho, možné důsledky jsou zřejmé. Zatím přesně nevíme, kam až musí

úbytek opylovačů zajít, aby došlo ke katastrofickým scénářům. Víme ovšem, že je lepší tomu zkusit včas předejít.

7. Řešení problému

Ve vědecké komunitě panuje shoda, že pokud chceme zajistit fungování přírodních ekosystémů, dostatečnou produkci potravin a diverzitu společenstev, je nutné brzy podniknout různá opatření (Goulson et al., 2015). Aktivní, rychlé a přímé řešení tohoto problému často brzdí nedostatek uspokojivých dat. Je tedy nutné: 1. zajistit velké množství kvalitních dlouhodobých studií sledujících úbytek různých skupin opylovačů; 2. lépe prostudovat interakce opylovačů jak s polními plodinami, tak s divokými rostlinami a zjistit jakým způsobem fungují v kulturní krajině; 3. podpořit monitorovací programy chráněných území i jednotlivých druhů; 4. zjistit více o dopadu pesticidů; 5. zaměřit se na méně prozkoumané oblasti světa, např. tropy (Allen-Wardell et al., 1998; Goulson et al., 2015).

V návaznosti na tato zjištění je třeba podporovat abundanci a diverzitu společenstev v krajině například pomocí setí kvetoucích rostlin na meze, okraje polí a cest (Garibaldi et al., 2014; Pywell et al., 2006, 2005), ale také na zahrady a městské zelené plochy (Turo et al., 2021). Správný management mezí a volných ploch kolem polí navíc nabízí vhodné hnízdní příležitosti, ať už v podobě dutých stonků rostlin či obnažené země (Garibaldi et al., 2014). Klíčové je také zachování přírodě blízkých habitatů nejen skrze jejich zákonnou ochranu (Kearns et al., 1998), ale také správný management v případě luk a pastvin (Buri et al., 2014; Franzén a Nilsson, 2008; Zhu et al., 2012).

Dále je vhodné finančně podporovat udržitelné hospodaření a malé farmáře (Goulson et al., 2015). S tím souvisí i potřebná redukce plošného použití pesticidů velkými zemědělci (Stevens a Jenkins, 2014), jako tomu bylo v případě neonikotinoidů v Evropské unii.

Z hlediska stability populací volně žijících druhů včel je pak nutné zachovávat původní společenstva, předcházet invazím provázenými infekcemi a onemocněními (Arismendi et al., 2021). Zachování původních společenstev včel může pomáhat také lepší politika z hlediska rozložení úlů včely medonosné v krajině, například skrze zákaz chovu včel v chráněných územích (Shavit et al., 2009).

Pro úspěšné zachování včelího a opylovacího společenstva je nutné zvýšit povědomí o tomto problému skrze vzdělávání společnosti pomocí edukačních kampaní a programů (Allen-Wardell et al., 1998; Kearns et al., 1998). Nejen díky tlaku vzdělané společnosti na politické špičky, ale také vlastním chováním – šetrným sekáním trávníku, pěstováním lučních rostlin, tvorbou hmyzích hotelů apod., může každý ovlivnit budoucnost včelích společenstev.

8. Závěr

Úbytek včel a obecněji opylovačů je jedna z aktuálních enviromentálních hrozeb, akcelerovaných lidstvem, která může mít tvrdý dopad na každého z nás. Ačkoli první zmínky o tomto problému sahají už do 70. let minulého století ani v současnosti není vědecká komunita jednotná. I přes důkazy o úbytcích, které byly shrnuté v této práci, není jasné, jakou měrou k úbytkům dochází a zda všechny katastrofické scénáře s tím spojené jsou reálné. Tato nejednotnost je nicméně logická, protože i mezi entomology je spousta těch, kteří nejsou přesvědčeni, že k vymírání vůbec dochází. Klasickým a do jisté míry pravdivým, argumentem bývá, že téma úbytku hmyzu může být jakýmsi módním trendem a výzkumy, které zjistili opak, snadněji zapadnou v hlubinách poznání, nemluvě o těch studiích, které z hlediska abundance a diverzity nezaznamenaly žádný trend. Další námitkou bývá, že některé studie jsou od začátku postavené tak, aby poukázaly na úbytek hmyzu, takže ho logicky najdou. Z toho vyplývá, že potřebujeme nestranné studie, se správnou, neutrální metodikou. Z mého pohledu nicméně zatím právě tato nejednotnost brzdí vývoj směrem k zachování nejen včel a opylovačů, ale i celých ekosystémů. Na důležitosti opylovačů se sice shodnou všichni, ale chybí dostatečný tlak na veřejnost, že je potřebné změnit náš přístup ke krajině. I kdyby opylovači neubývali, je důležité zachovávat heterogenitu prostředí a starat se o krajinu, kde žijeme. Snad o to více, když z toho volně žijící opylovači profitují, což je samozřejmě výhodné i pro nás.

Jen do mála z nejvýznamnějších enviromentálních problémů může tak snadno zasáhnout každý z nás a ovlivnit je. Do kácení tropických pralesů, klimatické změny, těžby uhlí, zvyšování koncentrace CO₂ v atmosféře nebo kumulace mikroplastů v moři zasáhne průměrný jedinec jen s obtížemi. Avšak každý může svoji zahradu přizpůsobit tak, aby podporovala stabilitu hmyzích populací. Společně můžeme přetvořit okolí vesnic a měst v udržitelnou krajinu. Potřeba tohoto konání je patrná již z dosavadních zjištění o úbytku včel.

Následně díky jednoznačným datům o úbytku včel napříč ekosystémy, může vědecká komunita vystupovat jednotně a cíleně. Pak teprve mohou následovat výzvy vědců, větší mediální prostor, dostatek finančních prostředků a také tlak na státní představitele, abychom docílili systémové změny. Jen díky jasným důkazům můžeme přesvědčit politiky, že cena za investici do změny v zemědělství se vyplatí zaplatit. Doufejme, že z hlediska konzervace včelích společenstev nám již neujel vlak.

9. Literatura

- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S.A., Klein, A.M., 2008a. Long-Term Global Trends in Crop Yield and Production Reveal No Current Pollination Shortage but Increasing Pollinator Dependency. *Curr. Biol.* 18, 1572–1575. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.08.066>
- Aizen, M.A., Harder, L.D., 2009. The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Curr. Biol.* 19, 915–918. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.03.071>
- Aizen, M.A., Morales, C.L., Morales, J.M., 2008b. Invasive Mutualists Erode Native Pollination Webs. *PLOS Biol.* 6, e31. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060031>
- Allee, W.C., 1927. Animal Aggregations. *Q. Rev. Biol.* 2, 367–398. <https://doi.org/10.1086/394281>
- Allen-Wardell, G., Bernhardt, P., Bitner, R., Buchmann, S.L., Burquez, A., Cane, J., Cox, P.A., Dalton, V., Feinsinger, P., Ingram, M., Inouye, D., Jones, C.E., Kennedy, K., Kevan, P., Koopowitz, H., Medellin, R., Medellin-Morales, S., Nabhan, G.P., Pavlik, B., Tepedino, V., Torchio, P., Walker, S., 1998. The Potential Consequences of Pollinator Declines on the Conservation of Biodiversity and Stability of Food Crop Yields. *Conserv. Biol.* 12, 8–17.
- Alston, D.G., Tepedino, V.J., Bradley, B.A., Toler, T.R., Griswold, T.L., Messenger, S.M., 2007. Effects of the Insecticide Phosmet on Solitary Bee Foraging and Nesting in Orchards of Capitol Reef National Park, Utah. *Environ. Entomol.* 36, 811–816. <https://doi.org/10.1093/ee/36.4.811>
- Anderson, K.E., Sheehan, T.H., Eckholm, B.J., Mott, B.M., DeGrandi-Hoffman, G., 2011. An emerging paradigm of colony health: microbial balance of the honey bee and hive (*Apis mellifera*). *Insectes Sociaux* 58, 431.
- Arismendi, N., Riveros, G., Zapata, N., Smagghe, G., González, C., Vargas, M., 2021. Occurrence of bee viruses and pathogens associated with emerging infectious diseases in native and non-native bumble bees in southern Chile. *Biol. Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02428-w>
- Ascher, J.S., Pickering, J., 2011. Bee Species Guide (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). *Discov. Life* [Httpwww Discov. Orgmp20q](http://www.Discov.Orgmp20q).
- Baer, B., Schmid-Hempel, P., 2003. Bumblebee workers from different sire groups vary in susceptibility to parasite infection. *Ecol. Lett.* 6, 106–110. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00411.x>
- Baer, B., Schmid-Hempel, P., 2001. Unexpected Consequences of Polyandry for Parasitism and Fitness in the Bumblebee, *Bombus Terrestris*. *Evolution* 55, 1639–1643. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb00683.x>
- Bai, D., Lummis, S.C.R., Leicht, W., Breer, H., Sattelle, D.B., 1991. Actions of imidacloprid and a related nitromethylene on cholinergic receptors of an identified insect motor neurone. *Pestic. Sci.* 33, 197–204. <https://doi.org/10.1002/ps.2780330208>
- Banaszak, J., Ratyńska, H., 2014. Local changes in communities of wild bees (Hymenoptera: Apoidea, Apiformes): 30 years later. *Pol. J. Entomol.* 83.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471, 51–57. <https://doi.org/10.1038/nature09678>
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Gibbs, J., Danforth, B.N., Wagner, D.L., Hedtke, S.M., Winfree, R., 2013. Historical changes in northeastern US bee pollinators related to shared ecological traits. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 4656–4660.
- Bartomeus, I., Ascher, J.S., Wagner, D., Danforth, B.N., Colla, S., Kornbluth, S., Winfree, R., 2011. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 20645–20649.
- Batra, S.W.T., 1995. Bees and pollination in our changing environment. *Apidologie* 26, 361–370. <https://doi.org/10.1051/apido:19950501>

- Biesmeijer, J.C., Roberts, S.P., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A.P., Potts, S.G., Kleukers, R., Thomas, C.D., 2006. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351–354.
- Bogusch, P., Blažej, L., Trýzna, M., Heneberg, P., 2015. Forgotten role of fires in Central European forests: critical importance of early post-fire successional stages for bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata). *Eur. J. For. Res.* 134, 153–166. <https://doi.org/10.1007/s10342-014-0840-4>
- Branstetter, M.G., Danforth, B.N., Pitts, J.P., Faircloth, B.C., Ward, P.S., Buffington, M.L., Gates, M.W., Kula, R.R., Brady, S.G., 2017. Phylogenomic Insights into the Evolution of Stinging Wasps and the Origins of Ants and Bees. *Curr. Biol.* 27, 1019–1025. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.027>
- Breeze, T.D., Bailey, A.P., Balcombe, K.G., Potts, S.G., 2011. Pollination services in the UK: How important are honeybees? *Agric. Ecosyst. Environ.* 142, 137–143. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.03.020>
- Brooks, D.R., Bater, J.E., Clark, S.J., Monteith, D.T., Andrews, C., Corbett, S.J., Beaumont, D.A., Chapman, J.W., 2012. Large carabid beetle declines in a United Kingdom monitoring network increases evidence for a widespread loss in insect biodiversity. *J. Appl. Ecol.* 49, 1009–1019. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02194.x>
- Brown, M.J.F., Paxton, R.J., 2009. The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie* 40, 410–416. <https://doi.org/10.1051/apido/2009019>
- Brückner, D., 1978. Why are There Inbreeding Effects in Haplo-Diploid Systems? *Evolution* 32, 456–458. <https://doi.org/10.2307/2407613>
- Buchmann, S.L., Nabhan, G.P., 2012. *The forgotten pollinators*. Island Press.
- Burd, M., 1994. Bateman's principle and plant reproduction: The role of pollen limitation in fruit and seed set. *Bot. Rev.* 60, 83–139. <https://doi.org/10.1007/BF02856594>
- Buri, P., Humbert, J.-Y., Arlettaz, R., 2014. Promoting Pollinating Insects in Intensive Agricultural Matrices: Field-Scale Experimental Manipulation of Hay-Meadow Mowing Regimes and Its Effects on Bees. *PLOS ONE* 9, e85635. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085635>
- Burke, L.A., Marlin, J.C., Knight, T.M., 2013. Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science* 339, 1611–1615.
- Cane, J.H., Minckley, R.L., Kervin, L.J., Roulston, T.H., Williams, N.M., 2006. Complex Responses Within A Desert Bee Guild (Hymenoptera: Apiformes) To Urban Habitat Fragmentation. *Ecol. Appl.* 16, 632–644. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[0632:CRWADB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[0632:CRWADB]2.0.CO;2)
- Carbone, L.M., Tavella, J., Pausas, J.G., Aguilar, R., 2019. A global synthesis of fire effects on pollinators. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 28, 1487–1498. <https://doi.org/10.1111/geb.12939>
- Cardoso, M.C., Gonçalves, R.B., 2018. Reduction by half: the impact on bees of 34 years of urbanization. *Urban Ecosyst.* 21, 943–949. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0773-7>
- Carré, G., Roche, P., Chifflet, R., Morison, N., Bommarco, R., Harrison-Cripps, J., Krewenka, K., Potts, S.G., Roberts, S.P.M., Rodet, G., Settele, J., Steffan-Dewenter, I., Szentgyörgyi, H., Tscheulin, T., Westphal, C., Woyciechowski, M., Vaissière, B.E., 2009. Landscape context and habitat type as drivers of bee diversity in European annual crops. *Agric. Ecosyst. Environ.* 133, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.05.001>
- Carvalho, L.G., Kunin, W.E., Keil, P., Aguirre-Gutiérrez, J., Ellis, W.N., Fox, R., Groom, Q., Hennekens, S., Landuyt, W.V., Maes, D., Meutter, F.V. de, Michez, D., Rasmont, P., Ode, B., Potts, S.G., Reemer, M., Roberts, S.P.M., Schaminée, J., WallisDeVries, M.F., Biesmeijer, J.C., 2013. Species richness declines and biotic homogenisation have slowed down for NW-European pollinators and plants. *Ecol. Lett.* 16, 870–878. <https://doi.org/10.1111/ele.12121>
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Shiu, H.-J., Holloway, J.D., Benedick, S., Chey, V.K., Barlow, H.S., Thomas, C.D., 2011. Asymmetric boundary shifts of tropical montane Lepidoptera over four decades of

- climate warming. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 20, 34–45. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00594.x>
- Commission Implementing Regulation (EU) 2018/783 of 29 May 2018 amending Implementing Regulation (EU) No 540/2011 as regards the conditions of approval of the active substance imidacloprid (Text with EEA relevance.), 2018. , OJ L.
- Commission Implementing Regulation (EU) 2018/784 of 29 May 2018 amending Implementing Regulation (EU) No 540/2011 as regards the conditions of approval of the active substance clothianidin (Text with EEA relevance.), 2018. , OJ L.
- Commission Implementing Regulation (EU) 2018/785 of 29 May 2018 amending Implementing Regulation (EU) No 540/2011 as regards the conditions of approval of the active substance thiamethoxam (Text with EEA relevance.), 2018. , OJ L.
- Commission Regulation (EU) 2020/1085 of 23 July 2020 amending Annexes II and V to Regulation (EC) No 396/2005 of the European Parliament and of the Council as regards maximum residue levels for chlorpyrifos and chlorpyrifos-methyl in or on certain products (Text with EEA relevance), 2020. , OJ L.
- Conner, J.K., Davis, R., Rush, S., 1995. The effect of wild radish floral morphology on pollination efficiency by four taxa of pollinators. *Oecologia* 104, 234–245. <https://doi.org/10.1007/BF00328588>
- Crane, E., 1999. *The World History of Beekeeping and Honey Hunting*. Routledge.
- Crossley, M.S., Meier, A.R., Baldwin, E.M., Berry, L.L., Crenshaw, L.C., Hartman, G.L., Lagos-Kutz, D., Nichols, D.H., Patel, K., Varriano, S., Snyder, W.E., Moran, M.D., 2020. No net insect abundance and diversity declines across US Long Term Ecological Research sites. *Nat. Ecol. Evol.* 4, 1368–1376. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1269-4>
- Debevec, A.H., Cardinal, S., Danforth, B.N., 2012. Identifying the sister group to the bees: a molecular phylogeny of Aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. *Zool. Scr.* 41, 527–535. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2012.00549.x>
- Delaplane, K.S., Mayer, D.R., Mayer, D.F., 2000. *Crop Pollination by Bees*. CABI.
- Dennis, B., 1989. Allee Effects: Population Growth, Critical Density, and the Chance of Extinction. *Nat. Resour. Model.* 3, 481–538. <https://doi.org/10.1111/j.1939-7445.1989.tb00119.x>
- Dirzo, R., Young, H.S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N.J.B., Collen, B., 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345, 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Dolezal, A.G., Hendrix, S.D., Scavo, N.A., Carrillo-Tripp, J., Harris, M.A., Wheelock, M.J., O’Neal, M.E., Toth, A.L., 2016. Honey Bee Viruses in Wild Bees: Viral Prevalence, Loads, and Experimental Inoculation. *PLOS ONE* 11, e0166190. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0166190>
- Ellis, J.D., Evans, J.D., Pettis, J., 2010. Colony losses, managed colony population decline, and Colony Collapse Disorder in the United States. *J. Apic. Res.* 49, 134–136.
- Ellis, J.D., Munn, P.A., 2005. The worldwide health status of honey bees. *Bee World* 86, 88–101. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2005.11417323>
- Ellis, J.S., Knight, M.E., Darvill, B., Goulson, D., 2006. Extremely low effective population sizes, genetic structuring and reduced genetic diversity in a threatened bumblebee species, *Bombus sylvarum* (Hymenoptera: Apidae). *Mol. Ecol.* 15, 4375–4386. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03121.x>
- Erwin, T.L., 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopt. Bull.*
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Feranec, J., Šúri, M., Ot’ahel’, J., Cebecauer, T., Kolář, J., Soukup, T., Zdeňková, D., Waszmuth, J., Vâjdea, V., Vîjdea, A.-M., Nitica, C., 2000. Inventory of major landscape changes in the Czech Republic, Hungary, Romania and Slovak Republic 1970s – 1990s. *Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinformation* 2, 129–139. [https://doi.org/10.1016/S0303-2434\(00\)85006-0](https://doi.org/10.1016/S0303-2434(00)85006-0)
- Foley, J.A., DeFries, R., Asner, G.P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S.R., Chapin, F.S., Coe, M.T., Daily, G.C., Gibbs, H.K., Helkowski, J.H., Holloway, T., Howard, E.A., Kucharik, C.J.,

- Monfreda, C., Patz, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Snyder, P.K., 2005. Global Consequences of Land Use. *Science* 309, 570–574. <https://doi.org/10.1126/science.1111772>
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., Loreau, M., 2005. Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLOS Biol.* 4, e1. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>
- Fox, R., Oliver, T.H., Harrower, C., Parsons, M.S., Thomas, C.D., Roy, D.B., 2014. Long-term changes to the frequency of occurrence of British moths are consistent with opposing and synergistic effects of climate and land-use changes. *J. Appl. Ecol.* 51, 949–957. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12256>
- Frankham, R., 1996. Relationship of Genetic Variation to Population Size in Wildlife. *Conserv. Biol.* 10, 1500–1508. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10061500.x>
- Frankie, G.W., Rizzardi, M., Vinson, S.B., Griswold, T.L., 2009. Decline in Bee Diversity and Abundance from 1972–2004 on a Flowering Leguminous Tree, *Andira inermis* in Costa Rica at the Interface of Disturbed Dry Forest and the Urban Environment. *J. Kans. Entomol. Soc.* 82, 1–20. <https://doi.org/10.2317/JKES708.23.1>
- Frankie, G.W., Vinson, S.B., Newstrom, L.E., Barthell, J.F., Haber, W.A., Frankie, J.K., 1990. Plant phenology, pollination ecology, pollinator behavior and conservation of pollinators in neotropical dry forest. *Reprod. Ecol. Trop. For. Plants* 7, 37–47.
- Franzén, M., Nilsson, S.G., 2008. How can we preserve and restore species richness of pollinating insects on agricultural land? *Ecography* 31, 698–708. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05110.x>
- Fussell, M., Corbet, S.A., 1992. Flower Usage by Bumble-Bees: A Basis for Forage Plant Management. *J. Appl. Ecol.* 29, 451–465. <https://doi.org/10.2307/2404513>
- Galen, C., Newport, M.E.A., 1988. Pollination Quality, Seed Set, and Flower Traits in *Polemonium viscosum*: Complementary Effects of Variation in Flower Scent and Size. *Am. J. Bot.* 75, 900–905. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1988.tb13514.x>
- Gallai, N., Salles, J.-M., Settele, J., Vaissière, B.E., 2009. Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol. Econ.* 68, 810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- García, Y., Castellanos, M.C., Pausas, J.G., 2016. Fires can benefit plants by disrupting antagonistic interactions. *Oecologia* 182, 1165–1173. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3733-z>
- Gardner, J.D., Spivak, M., 2014. A survey and historical comparison of the Megachilidae (Hymenoptera: Apoidea) of Itasca State Park, Minnesota. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 107, 983–993.
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D., Aizen, M.A., Blaauw, B.R., Isaacs, R., Kuhlmann, M., Kleijn, D., Klein, A.M., Kremen, C., Morandin, L., Scheper, J., Winfree, R., 2014. From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Front. Ecol. Environ.* 12, 439–447. <https://doi.org/10.1890/130330>
- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M.A., Bommarco, R., Cunningham, S.A., Kremen, C., Carvalheiro, L.G., Harder, L.D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N.P., Dudenhöffer, J.H., Freitas, B.M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., Holzschuh, A., Howlett, B., Isaacs, R., Javorek, S.K., Kennedy, C.M., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Motzke, I., Munyuli, T., Nault, B.A., Otieno, M., Petersen, J., Pisanty, G., Potts, S.G., Rader, R., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Seymour, C.L., Schüepp, C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Wanger, T.C., Westphal, C., Williams, N., Klein, A.M., 2013. Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339, 1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Ghazoul, J., 2005. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. *Trends Ecol. Evol.* 20, 367–373. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.026>

- Goldstein, D.B., 1994. Deleterious Mutations and the Evolution of Male Haploidy. *Am. Nat.* 144, 176–183. <https://doi.org/10.1086/285668>
- Goulson, D., 2004. Keeping bees in their place: impacts of bees outside their native range. *Bee World* 85, 45–46. <https://doi.org/10.1080/0005772X.2004.11099622>
- Goulson, D., 2003. Effects of Introduced Bees on Native Ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 1–26. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355>
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., Rotheray, E.L., 2015. Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science* 347.
- Goulson, D., Sparrow, K.R., 2009. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *J. Insect Conserv.* 13, 177–181. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9140-y>
- Grab, H., Branstetter, M.G., Amon, N., Urban-Mead, K.R., Park, M.G., Gibbs, J., Blitzer, E.J., Poveda, K., Loeb, G., Danforth, B.N., 2019. Agriculturally dominated landscapes reduce bee phylogenetic diversity and pollination services. *Science* 363, 282–284.
- Graur, D., 1985. Gene Diversity in Hymenoptera. *Evolution* 39, 190–199. <https://doi.org/10.2307/2408528>
- Grimaldi, D., 1999. The Co-Radiations of Pollinating Insects and Angiosperms in the Cretaceous. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 86, 373–406. <https://doi.org/10.2307/2666181>
- Habel, J.C., Schmitt, T., 2018. Vanishing of the common species: empty habitats and the role of genetic diversity. *Biol. Conserv.* 218, 211–216.
- Hallmann, C.A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PloS One* 12, e0185809.
- Hallmann, C.A., Zeegers, T., van Klink, R., Vermeulen, R., van Wielink, P., Spijkers, H., van Deijk, J., van Steenis, W., Jongejans, E., 2020. Declining abundance of beetles, moths and caddisflies in the Netherlands. *Insect Conserv. Divers.* 13, 127–139.
- Hansen, A.J., Knight, R.L., Marzluff, J.M., Powell, S., Brown, K., Gude, P.H., Jones, K., 2005. Effects of Exurban Development on Biodiversity: Patterns, Mechanisms, and Research Needs. *Ecol. Appl.* 15, 1893–1905. <https://doi.org/10.1890/05-5221>
- Hardin, G., 1960. The competitive exclusion principle. *science* 131, 1292–1297.
- Hegland, S.J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjercknes, A.-L., Totland, Ø., 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol. Lett.* 12, 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>
- Henry, M., Rodet, G., 2018. Controlling the impact of the managed honeybee on wild bees in protected areas. *Sci. Rep.* 8, 9308. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27591-y>
- Hernandez, J.L., Frankie, G.W., Thorp, R.W., 2009. Ecology of urban bees: a review of current knowledge and directions for future study. *Cities Environ. CATE* 2, 3.
- Herrera, C.M., 2019. Complex long-term dynamics of pollinator abundance in undisturbed Mediterranean montane habitats over two decades. *Ecol. Monogr.* 89, e01338. <https://doi.org/10.1002/ecm.1338>
- Hoehn, P., Tschardtke, T., Tylianakis, J.M., Steffan-Dewenter, I., 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 2283–2291. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>
- Hoy, M.A., 1977. Inbreeding in the arrhenotokous predator *Metaseiulus occidentalis* (Nesbitt)(Acari: Phytoseiidae). *Int. J. Acarol.* 3, 117–121. <https://doi.org/10.1080/01647957708683088>
- Hung, K.-L.J., Kingston, J.M., Albrecht, M., Holway, D.A., Kohn, J.R., 2018. The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, 20172140. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2140>
- Janzen, D.H., Burns, J.M., Cong, Q., Hallwachs, W., Dapkey, T., Manjunath, R., Hajibabaei, M., Hebert, P.D.N., Grishin, N.V., 2017. Nuclear genomes distinguish cryptic species suggested

- by their DNA barcodes and ecology. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114, 8313–8318. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621504114>
- Janzen, D.H., Hallwachs, W., 2021. To us insectometers, it is clear that insect decline in our Costa Rican tropics is real, so let's be kind to the survivors. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002546117>
- Jennersten, O., Morse, D.H., 1991. The Quality of Pollination by Diurnal and Nocturnal Insects Visiting Common Milkweed, *Asclepias syriaca*. *Am. Midl. Nat.* 125, 18–28. <https://doi.org/10.2307/2426365>
- Jeschke, P., Nauen, R., Schindler, M., Elbert, A., 2011. Overview of the Status and Global Strategy for Neonicotinoids. *J. Agric. Food Chem.* 59, 2897–2908. <https://doi.org/10.1021/jf101303g>
- Johnson, R., 2007. Recent Honey Bee Colony Declines. Library of Congress Washington DC congressional research service.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *Bioscience* 47, 297–307.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M., 1998. ENDANGERED MUTUALISMS: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 83–112. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>
- Keller, L.F., Waller, D.M., 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17, 230–241. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02489-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02489-8)
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., Brittain, C., Burley, A.L., Cariveau, D., Carvalheiro, L.G., Chacoff, N.P., Cunningham, S.A., Danforth, B.N., Dudenhöffer, J.-H., Elle, E., Gaines, H.R., Garibaldi, L.A., Gratton, C., Holzschuh, A., Isaacs, R., Javorek, S.K., Jha, S., Klein, A.M., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M.M., Morandin, L., Neame, L.A., Otieno, M., Park, M., Potts, S.G., Rundlöf, M., Saez, A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Viana, B.F., Westphal, C., Wilson, J.K., Greenleaf, S.S., Kremen, C., 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol. Lett.* 16, 584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Kevan, P.G., 1977. Blueberry Crops in Nova Scotia and New Brunswick—Pesticides and Crop Reductions. *Can. J. Agric. Econ. Can. Agroéconomie* 25, 61–64. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7976.1977.tb02865.x>
- Kevan, P.G., Clark, E.A., Thomas, V.G., 1990. Insect pollinators and sustainable agriculture. *Am. J. Altern. Agric.* 5, 13–22.
- Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., 2007. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 274, 303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Klink, R. van, Bowler, D.E., Gongalsky, K.B., Swengel, A.B., Gentile, A., Chase, J.M., 2020. Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science* 368, 417–420. <https://doi.org/10.1126/science.aax9931>
- Knight, T.M., Holt, R.D., 2005. Fire Generates Spatial Gradients in Herbivory: An Example from a Florida Sandhill Ecosystem. *Ecology* 86, 587–593. <https://doi.org/10.1890/04-1069>
- Koh, I., Lonsdorf, E.V., Williams, N.M., Brittain, C., Isaacs, R., Gibbs, J., Ricketts, T.H., 2016. Modeling the status, trends, and impacts of wild bee abundance in the United States. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 140–145.
- Koltz, A.M., Burkle, L.A., Pressler, Y., Dell, J.E., Vidal, M.C., Richards, L.A., Murphy, S.M., 2018. Global change and the importance of fire for the ecology and evolution of insects. *Curr. Opin. Insect Sci., Global change biology * Molecular physiology* 29, 110–116. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.07.015>
- Kramer, A.M., Dennis, B., Liebhold, A.M., Drake, J.M., 2009. The evidence for Allee effects. *Popul. Ecol.* 51, 341. <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0152-6>

- Kulhanek, K., Steinhauer, N., Rennich, K., Caron, D.M., Sagili, R.R., Pettis, J.S., Ellis, J.D., Wilson, M.E., Wilkes, J.T., Tarpy, D.R., Rose, R., Lee, K., Rangel, J., vanEngelsdorp, D., 2017. A national survey of managed honey bee 2015–2016 annual colony losses in the USA. *J. Apic. Res.* 56, 328–340. <https://doi.org/10.1080/00218839.2017.1344496>
- Lautenbach, S., Seppelt, R., Liebscher, J., Dormann, C.F., 2012. Spatial and Temporal Trends of Global Pollination Benefit. *PLOS ONE* 7, e35954. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035954>
- LeCroy, K.A., Savoy-Burke, G., Carr, D.E., Delaney, D.A., T'ai, H.R., 2020. Decline of six native mason bee species following the arrival of an exotic congener. *Sci. Rep.* 10, 1–9.
- Levitt, A.L., Singh, R., Cox-Foster, D.L., Rajotte, E., Hoover, K., Ostiguy, N., Holmes, E.C., 2013. Cross-species transmission of honey bee viruses in associated arthropods. *Virus Res.* 176, 232–240. <https://doi.org/10.1016/j.virusres.2013.06.013>
- Lister, B.C., Garcia, A., 2018. Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, E10397–E10406.
- Liu, H., Pemberton, R.W., 2009. Solitary invasive orchid bee outperforms co-occurring native bees to promote fruit set of an invasive *Solanum*. *Oecologia* 159, 515–525. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1232-6>
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience* 56, 311–323.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecol. Appl.* 10, 689–710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Majewska, A.A., Altizer, S., 2020. Planting gardens to support insect pollinators. *Conserv. Biol.* 34, 15–25. <https://doi.org/10.1111/cobi.13271>
- Marlin, J.C., LaBerge, W.E., 2001. The Native Bee Fauna of Carlinville, Illinois, Revisited After 75 Years: a Case for Persistence. *Conserv. Ecol.* 5.
- Marrs, T.C., 1993. Organophosphate poisoning. *Pharmacol. Ther.* 58, 51–66. [https://doi.org/10.1016/0163-7258\(93\)90066-M](https://doi.org/10.1016/0163-7258(93)90066-M)
- Mathiasson, M.E., Rehan, S.M., 2019. Status changes in the wild bees of north-eastern North America over 125 years revealed through museum specimens. *Insect Conserv. Divers.* 12, 278–288. <https://doi.org/10.1111/icad.12347>
- Matteson, K.C., Ascher, J.S., Langellotto, G.A., 2008. Bee Richness and Abundance in New York City Urban Gardens. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 101, 140–150. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2008\)101\[140:BRAAIN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2008)101[140:BRAAIN]2.0.CO;2)
- Matthews, G.A., 2018. *A History of Pesticides*. CABI.
- Meeus, I., Pisman, M., Smagghe, G., Piot, N., 2018. Interaction effects of different drivers of wild bee decline and their influence on host–pathogen dynamics. *Curr. Opin. Insect Sci.* 26, 136–141. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.007>
- Memmott, J., Craze, P.G., Waser, N.M., Price, M.V., 2007. Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecol. Lett.* 10, 710–717. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>
- Memmott, J., Waser, N.M., 2002. Integration of alien plants into a native flower–pollinator visitation web. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 269, 2395–2399. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2174>
- Michener, C.D., 2007. *The bees of the world*, 2nd ed. ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Michener, C.D., 1974. *The Social Behavior of the Bees: A Comparative Study*. Harvard University Press.
- Moritz, R.F., Härtel, S., Neumann, P., 2005. Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Ecoscience* 12, 289–301.
- Morse, R.A., Calderone, N.W., 2000. The value of honey bees as pollinators of US crops in 2000. *Bee Cult.* 128, 1–15.

- Müller, U., McMahon, D.P., Rolff, J., 2019. Exposure of the wild bee *Osmia bicornis* to the honey bee pathogen *Nosema ceranae*. *Agric. For. Entomol.* 21, 363–371. <https://doi.org/10.1111/afe.12338>
- Nei, M., Maruyama, T., Chakraborty, R., 1975. The Bottleneck Effect and Genetic Variability in Populations. *Evolution* 29, 1–10. <https://doi.org/10.2307/2407137>
- Nemésio, A., 2013. Are orchid bees at risk? First comparative survey suggests declining populations of forest-dependent species. *Braz. J. Biol.* 73, 367–374.
- Nevo, E., 1978. Genetic variation in natural populations: Patterns and theory. *Theor. Popul. Biol.* 13, 121–177. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(78\)90039-4](https://doi.org/10.1016/0040-5809(78)90039-4)
- Nieto, A., Roberts, S., Kemp, J., Rasmont, P., Kuhlmann, M., García Criado, M., Biesmeijer, J., Bogusch, P., Dathe, H., De la Rua, P., De Meulemeester, T., Dehon, M., Alexandre, D., Ortiz-Sanchez, F., Lhomme, P., Pauly, A., Potts, S., Praz, C., Quaranta, M., Michez, D., 2014. European Red List of Bees. <https://doi.org/10.2779/77003>
- Ollerton, J., Erenler, H., Edwards, M., Crockett, R., 2014. Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science* 346, 1360–1362.
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S., 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120, 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Osborne, J.L., Martin, A.P., Shortall, C.R., Todd, A.D., Goulson, D., Knight, M.E., Hale, R.J., Sanderson, R.A., 2008. Quantifying and comparing bumblebee nest densities in gardens and countryside habitats. *J. Appl. Ecol.* 45, 784–792. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01359.x>
- Osborne, J.L., Williams, I.H., Corbet, S.A., 1991. Bees, Pollination and Habitat Change in the European Community. *Bee World* 72, 99–116. <https://doi.org/10.1080/0005772X.1991.11099088>
- Packer, L., Zayed, A., Grixti, J.C., Ruz, L., Owen, R.E., Vivallo, F., Toro, H., 2005. Conservation Genetics of Potentially Endangered Mutualisms: Reduced Levels of Genetic Variation in Specialist versus Generalist Bees. *Conserv. Biol.* 19, 195–202. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00601.x>
- Petanidou, T., Ellis, W.N., 1993. Pollinating Fauna of a Phryganic Ecosystem: Composition and Diversity. *Biodivers. Lett.* 1, 9–22. <https://doi.org/10.2307/2999643>
- Peterson, M.A., Denno, R.F., 1998. The Influence of Dispersal and Diet Breadth on Patterns of Genetic Isolation by Distance in Phytophagous Insects. *Am. Nat.* 152, 428–446. <https://doi.org/10.1086/286180>
- Pimm, S.L., Jenkins, C.N., Abell, R., Brooks, T.M., Gittleman, J.L., Joppa, L.N., Raven, P.H., Roberts, C.M., Sexton, J.O., 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344. <https://doi.org/10.1126/science.1246752>
- Pires, C.S.S., Maués, M.M., 2020. Insect Pollinators, Major Threats and Mitigation Measures. *Neotrop. Entomol.* 49, 469–471. <https://doi.org/10.1007/s13744-020-00805-7>
- Pirk, C.W.W., Human, H., Crewe, R.M., vanEngelsdorp, D., 2014. A survey of managed honey bee colony losses in the Republic of South Africa–2009 to 2011. *J. Apic. Res.* 53, 35–42. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.53.1.03>
- Plischuk, S., Martín-Hernández, R., Prieto, L., Lucía, M., Botías, C., Meana, A., Abrahamovich, A.H., Lange, C., Higes, M., 2009. South American native bumblebees (Hymenoptera: Apidae) infected by *Nosema ceranae* (Microsporidia), an emerging pathogen of honeybees (*Apis mellifera*). *Environ. Microbiol. Rep.* 1, 131–135. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2009.00018.x>
- Ploquin, E.F., Herrera, J.M., Obeso, J.R., 2013. Bumblebee community homogenization after uphill shifts in montane areas of northern Spain. *Oecologia* 173, 1649–1660.
- Potts, Simon G., Biesmeijer, J.C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., Kunin, W.E., 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends Ecol. Evol.* 25, 345–353.

- Potts, Simon G, Roberts, S.P.M., Dean, R., Marris, G., Brown, M.A., Jones, R., Neumann, P., Settele, J., 2010. Declines of managed honey bees and beekeepers in Europe. *J. Apic. Res.* 49, 15–22. <https://doi.org/10.3896/IBRA.1.49.1.02>
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., O'Toole, C., Roberts, S., Willmer, P., 2003. Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos* 101, 103–112. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12186.x>
- Powney, G.D., Carvell, C., Edwards, M., Morris, R.K.A., Roy, H.E., Woodcock, B.A., Isaac, N.J.B., 2019. Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nat. Commun.* 10, 1018. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08974-9>
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L.V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R., Sherwood, A., 2005. Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biol. Conserv.* 121, 479–494. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.020>
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Hulmes, L., Hulmes, S., Nuttall, P., Sparks, T.H., Critchley, C.N.R., Sherwood, A., 2006. Effectiveness of new agri-environment schemes in providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biol. Conserv.* 129, 192–206. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.10.034>
- Raven, P.H., Wagner, D.L., 2021. Agricultural intensification and climate change are rapidly decreasing insect biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002548117>
- Reed, D.H., 2005. Relationship between Population Size and Fitness. *Conserv. Biol.* 19, 563–568. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2005.00444.x>
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A., Gemmill-Herren, B., Greenleaf, S.S., Klein, A.M., Mayfield, M.M., 2008. Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns? *Ecol. Lett.* 11, 499–515.
- Rondeau, G., Sánchez-Bayo, F., Tennekes, H.A., Decourtye, A., Ramírez-Romero, R., Desneux, N., 2014. Delayed and time-cumulative toxicity of imidacloprid in bees, ants and termites. *Sci. Rep.* 4, 5566. <https://doi.org/10.1038/srep05566>
- Roubik, D.W., 2001. Ups and Downs in Pollinator Populations: When is there a Decline? *Conserv. Ecol.* 5.
- Roubik, D.W., Wolda, H., 2001. Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion. *Popul. Ecol.* 43, 53–62. <https://doi.org/10.1007/PL00012016>
- Roulston, T.H., Goodell, K., 2010. The Role of Resources and Risks in Regulating Wild Bee Populations. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 293–312. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144802>
- Sadd, B.M., Barribeau, S.M., 2013. Heterogeneity in infection outcome: lessons from a bumblebee-trypansome system. *Parasite Immunol.* 35, 339–349. <https://doi.org/10.1111/pim.12043>
- Sanchez-Bayo, F., Goka, K., 2014. Pesticide Residues and Bees – A Risk Assessment. *PLOS ONE* 9, e94482. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094482>
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biol. Conserv.* 232, 8–27.
- Schmid-Hempel, P., 1997. Infection and colony variability in social insects, in: *Infection, Polymorphism and Evolution*. Springer, pp. 43–51.
- Schmitz, J., Schäfer, K., Brühl, C.A., 2013. Agrochemicals in Field Margins—Assessing the Impacts of Herbicides, Insecticides, and Fertilizer on the Common Buttercup (*ranunculus Acris*). *Environ. Toxicol. Chem.* 32, 1124–1131. <https://doi.org/10.1002/etc.2138>
- Schuch, S., Wesche, K., Schaefer, M., 2012. Long-term decline in the abundance of leafhoppers and planthoppers (Auchenorrhyncha) in Central European protected dry grasslands. *Biol. Conserv.* 149, 75–83.
- Shanahan, M., So, S., Gompton, S.G., Gorlett, R., 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. *Biol. Rev.* 76, 529–572. <https://doi.org/10.1017/S1464793101005760>

- Shavit, O., Dafni, A., Ne'eman, G., 2009. Competition between honeybees (<i>Apis mellifera</i>) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel— Implications for conservation. *Isr. J. Plant Sci.* 57, 171–183.
- Shell, W.A., Rehan, S.M., 2019. Invasive range expansion of the small carpenter bee, *Ceratina dentipes* (Hymenoptera: Apidae) into Hawaii with implications for native endangered species displacement. *Biol. Invasions* 21, 1155–1166. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1892-z>
- Shifman, S., Darvasi, A., 2001. The value of isolated populations. *Nat. Genet.* 28, 309–310. <https://doi.org/10.1038/91060>
- Shortall, C.R., Moore, A., Smith, E., Hall, M.J., Woiwod, I.P., Harrington, R., 2009. Long-term changes in the abundance of flying insects. *Insect Conserv. Divers.* 2, 251–260.
- Steffan-Dewenter, I., Klein, A.-M., Gaebele, V., Alfert, T., Tscharrntke, T., 2006. Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes. *Spec. Gen. Plant-Pollinator Interact.* 387–410.
- Steffan-Dewenter, I., Tscharrntke, T., 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. *Oecologia* 122, 288–296. <https://doi.org/10.1007/s004420050034>
- Stevens, S., Jenkins, P., 2014. Heavy costs: Weighing the value of neonicotinoid insecticides in agriculture. *Cent. Food Saf. Wash. DC.*
- Stork, N.E., McBroom, J., Gely, C., Hamilton, A.J., 2015. New approaches narrow global species estimates for beetles, insects, and terrestrial arthropods. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112, 7519–7523. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502408112>
- Stout, J.C., Morales, C.L., 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40, 388–409. <https://doi.org/10.1051/apido/2009023>
- Suchail, S., Guez, D., Belzunces, L.P., 2000. Characteristics of imidacloprid toxicity in two *Apis mellifera* subspecies. *Environ. Toxicol. Chem.* 19, 1901–1905. <https://doi.org/10.1002/etc.5620190726>
- Thomas, J.A., Telfer, M.G., Roy, D.B., Preston, C.D., Greenwood, J.J.D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R.T., Lawton, J.H., 2004. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* 303, 1879–1881.
- Thornhill, N.W., 1993. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding: Theoretical and Empirical Perspectives.* University of Chicago Press.
- Threlfall, C.G., Mata, L., Mackie, J.A., Hahs, A.K., Stork, N.E., Williams, N.S.G., Livesley, S.J., 2017. Increasing biodiversity in urban green spaces through simple vegetation interventions. *J. Appl. Ecol.* 54, 1874–1883. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12876>
- Tilman, D., Balzer, C., Hill, J., Befort, B.L., 2011. Global food demand and the sustainable intensification of agriculture. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 20260–20264. <https://doi.org/10.1073/pnas.1116437108>
- Tsvetkov, N., Samson-Robert, O., Sood, K., Patel, H.S., Malena, D.A., Gajiwala, P.H., Maciukiewicz, P., Fournier, V., Zayed, A., 2017. Chronic exposure to neonicotinoids reduces honey bee health near corn crops. *Science* 356, 1395–1397. <https://doi.org/10.1126/science.aam7470>
- Turo, K.J., Spring, M.R., Sivakoff, F.S., Flor, Y.A.D. de la, Gardiner, M.M., 2021. Conservation in post-industrial cities: How does vacant land management and landscape configuration influence urban bees? *J. Appl. Ecol.* 58, 58–69. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13773>
- Wagner, D.L., 2020. Insect declines in the Anthropocene. *Annu. Rev. Entomol.* 65, 457–480.
- Wagner, D.L., Grames, E.M., Forister, M.L., Berenbaum, M.R., Stopak, D., 2021. Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>
- Warren, M.S., Maes, D., Swaay, C.A.M. van, Goffart, P., Dyck, H.V., Bourn, N.A.D., Wynhoff, I., Hoare, D., Ellis, S., 2021. The decline of butterflies in Europe: Problems, significance, and possible solutions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002551117>

- Watanabe, M.E., 1994. Pollination Worries Rise As Honey Bees Decline. *Science* 265, 1170–1170. <https://doi.org/10.1126/science.265.5176.1170>
- Westerkamp, C., 1991. Honeybees are poor pollinators — why? *Plant Syst. Evol.* 177, 71–75. <https://doi.org/10.1007/BF00937827>
- Whiting, P.W., 1943. Multiple Alleles in Complementary Sex Determination of *Habrobracon*. *Genetics* 28, 365–382.
- Willmer, P., 2012. Ecology: Pollinator–Plant Synchrony Tested by Climate Change. *Curr. Biol.* 22, R131–R132. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.01.009>
- Wilson, E.O., 1987. The Little Things That Run the world* (The Importance and Conservation of Invertebrates). *Conserv. Biol.* 1, 344–346. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1987.tb00055.x>
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., LeBuhn, G., Aizen, M.A., 2009. A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology* 90, 2068–2076. <https://doi.org/10.1890/08-1245.1>
- Winkert, É., de Oliveira, P.M.C., Faria, L.R.R., 2019. Modeling diploid male dynamics in Hymenoptera: Effects of the number of alleles, dispersal by random walk and simple spatial structuring. *Phys. Stat. Mech. Its Appl.* 524, 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.physa.2019.03.013>
- Woodcock, B.A., Isaac, N.J., Bullock, J.M., Roy, D.B., Garthwaite, D.G., Crowe, A., Pywell, R.F., 2016. Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England. *Nat. Commun.* 7, 1–8.
- Yang, X., Cox-Foster, D., 2007. Effects of parasitization by *Varroa destructor* on survivorship and physiological traits of *Apis mellifera* in correlation with viral incidence and microbial challenge. *Parasitology* 134, 405.
- Zayed, A., Packer, L., 2005. Complementary sex determination substantially increases extinction proneness of haplodiploid populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 102, 10742–10746. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502271102>
- Zhu, H., Wang, D., Wang, L., Bai, Y., Fang, J., Liu, J., 2012. The effects of large herbivore grazing on meadow steppe plant and insect diversity. *J. Appl. Ecol.* 49, 1075–1083. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02195.x>