

Univerzita Karlova v Praze

Pedagogická fakulta

Katedra biologie a ekologické výchovy

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Sociální hmyz a jeho význam

Vypracovala: Nikola Pulková

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Lubomír Hanel CSc.

Praha 2012

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci Sociální hmyz a jeho význam vypracovala samostatně pod vedením Prof. RNDr. Lubomíra Hanela, CSc. a že jsem vyznačila všechny použité prameny a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byla jsem seznámena s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Praze dne 9.3.2012

podpis

Abstrakt

Bakalářská práce zpracovává tematiku sociálního hmyzu a jeho významu v rámci živočišné říše. Cílem této práce bylo z dostupné naší i cizojazyčné literatury shrnout dosavadní poznatky, které se týkají etologie těchto vybraných societ, u kterých se v rámci evoluce vyvinul nejpokročilejší systém sociálního chování a s tím spojené vzájemné kooperace. Zvláštní pozornost je pak věnována včelám rodu *Apis*, které představují stěžejní pilíř této práce. V rámci jednotlivých skupin se věnuji základním rysům jejich koexistence, pokročilým systémům komunikace a sociální hierarchie. U včel je na jejich etologii pohlíženo s daleko větším důrazem a z toho vycházející detailností. Bakalářská práce je sepsána tak, aby byla využitelná i jako doplňující text pro učitele biologie.

Abstract

This bachelor work deals with the theme of social insects and its importance within the animal world. The aim of this work was to summarize from available literature, both our and foreign language, present knowledge associated with ethology of these societies in which the most advanced system of social behavior and its mutual cooperation was developed. Particular attention is devoted to the bees of genus *Apis* which present the principal pillar of this work. I deal with the basic characteristics of their coexistence, the advanced systems of communication and social hierarchy within each individual group. As far as bees are concerned, their ethology is focused on in much more detail in contrast to other social groups of insects and its details are derived from it. This bachelor work was written in the way so that it would be useful also as a spreading text for teachers of biology.

Poděkování

Velice děkuji svému vedoucímu práce, Prof. RNDr. Lubomíru Hanelovi, CSc., za jeho odborné vedení, cenné rady a okamžitou pomoc, kterou mi nepřetržitě poskytoval po celou dobu práce na této bakalářské práci. Dále děkuji své rodině za poskytovanou podporu v průběhu celého studia.

OBSAH

1 ÚVOD.....	7
2 SOCIÁLNÍ HMYZ JAKO SUPERORGANISMUS.....	10
3 STUPNĚ SOCIÁLNÍHO CHOVÁNÍ.....	13
4 NADŘAZENOST A VÝHODY SOCIÁLNÍCH SPOLEČNOSTÍ.....	16
4.1 HIERARCHIE SOCIÁLNÍHO HMYZU.....	19
5 PŘEHLED SOCIÁLNÍCH SKUPIN HMYZU.....	22
5.1 TERMITI – ISOPTERA.....	22
5.1.1 ŽIVOTNÍ CYKLUS A CHOVÁNÍ.....	22
5.1.2 KOMUNIKACE.....	23
5.2 VOSY.....	24
5.2.1 SOCIÁLNÍ DRUHY VOS A STAVBA HNÍZDA.....	24
5.2.2 ZALOŽENÍ KOLONIE A STAVBA HNÍZDA.....	25
5.3 MRAVENCI.....	26
5.3.1 KOMUNIKACE.....	27
6 VČELY RODU APIS.....	29
6.1 ZAŘAZENÍ DO SYSTÉMU.....	29
6.2 PŮVOD VČEL.....	29
6.3 GEOGRAFICKÉ ROZŠÍŘENÍ.....	30
6.4 VÝVOJ A VÝŽIVA.....	31
6.4.1 ŽIVOTNÍ CYKLUS VČEL.....	31
6.5 VČELSTVO A JEHO KASTY.....	33
6.5.1 VČELÍ MATKA.....	33
6.5.2 DĚLNICE.....	36
6.5.2.1 Aktivity dělnic v úlu v závislosti na jejich stupni vývoje.....	37
6.5.3 TRUBEC.....	40
6.6 PODOBA VČELÍHO HNÍZDA.....	41
6.7 TERMOREGULACE HNÍZDA.....	41
6.7.1 PASIVNÍ MECHANISMY.....	41
6.7.1.1 Rozhodovací systém při volbě nového hnízda.....	42
6.7.2 AKTIVNÍ MECHANISMY.....	42
6.8 KOMUNIKACE VČEL.....	44
6.8.1 CHEMICKÁ KOMUNIKACE PROSTŘEDNICTVÍM FEROMONŮ.....	45
6.8.1.1 Rozšíření feromonů mezi jedinci kolonie.....	45
6.8.1.2 Aspekty života včel ovlivňované feromony.....	46
6.8.2 VIBRAČNÍ SIGNÁLY JAKO ZDROJ KOMUNIKACE.....	48
6.8.3 VČELÍ TANCE.....	49

6.8.3.1 Kruhový taneček	49
6.8.3.2 Natřásavý taneček	50
7 ZÁVĚR.....	54
8 LITERATURA, ČLÁNKY, WEBOVÉ ZDROJE.....	56
9 SEZNAM OBRÁZKŮ	61
10 SEZNAM TABULEK	63

1 Úvod

Bakalářská práce s názvem „Sociální hmyz a jeho význam“ je rešeršní prací zabývající se etologií nejvýznamnějších skupin sociálního hmyzu. Tyto živočišné society představují fascinující společenství, která si díky svému pokročilému stupni chování vydobyla v průběhu evoluce velice dominantní postavení. V tomto ohledu totiž zcela jistě můžeme tvrdit, že „v množství je síla“ a popisované sociální skupiny tak zaujímají i v rámci ostatních živočichů své čestné místo. Cílem práce bylo shrnout etologii skupin, k čemuž bylo nutné pohlížet na ně jako na tzv. superorganismus. Sociální živočichové jsou totiž silní pouze jako jeden kooperující celek představující gigantickou zvířecí armádu, ovšem jako jedinci nejsou schopni ani samostatného dlouhodobějšího přežití. Mají proto jako rozsáhlá skupina vytvořené rozsáhlé a pozoruhodné „behaviorální vzorce“, kterými se řídí.

Práce je obecně rozdělena do tří samostatných částí. První část představuje sociální hmyz jako jedinečnou skupinu, na které jsou poukázány základní mechanismy chování. Je zde tedy popsáno, co vlastně představuje pojem „superorganismus“, který se pro tyto živočichy vžil. V rámci chronologického postupu je zde vysvětleno, jak v rámci evoluce probíhal vývoj chování až ke zmíněnému nejdokonalejšímu eusociálnímu, vyskytujícímu se u těchto skupin. V rámci významu těchto societ je dále pojednáváno, v čem tkví výhody soužití ve velkých sociálních skupinách oproti solitérnímu způsobu života. Společným charakteristickým rysem skupin je jejich přesně daná hierarchie, která je zde popsána.

Druhá a třetí část práce se již zaměřuje na jednotlivé skupiny societ a popis jejich chování, přičemž druhá část představuje následující skupiny: termity (*Isoptera*), vosy (*Vespinea*) a mravence (*Formicidae*). Kromě stručné charakteristiky a zařazení do systému je popsána komunikace, založení hnízda či kolonie.

Poslední a stěžejní částí bakalářské práce je věnována včelám rodu *Apis*. V úvodu je charakterizován systém včel, jejich původ a geografické rozšíření. Následuje tematika vývoje včel, s čímž souvisí jejich životní cyklus a hierarchie v rámci kast. Zde je popsána také dělba práce zejména se zaměřením na aktivity dělnic v různých stádiích života. V podkapitole o včelím hnízdě je vystižena jeho podoba, šablona pro výběr

nového hnízda a mechanismy termoregulace. Závěrečná část je věnována komunikačním systémům včel, mezi které se řadí vibrace, chemická komunikace prostřednictvím feromonů a včelí tance. V této části bylo kromě cizojazyčné literatury hojně využíváno článků z českých a zahraničních odborných časopisů, které mi postupně pomohly odhalovat neuvěřitelně fascinující svět sociálního hmyzu. Tato tematika je velice zajímavá, o čemž svědčí i množství bakalářských či diplomových prací, které se jí věnují. Rovněž tyto nepublikované texty tak mohou být zdrojem zajímavých informací, například bakalářská práce Orientace a komunikace včel od Bc. Moniky Janouškové. Je opravdu pozoruhodné, jak dokonalý systém komunikace si sociální hmyz dokázal vytvořit.

2 Sociální hmyz jako superorganismus

Sociální způsob života se u hmyzu vyvinul u dvou řádů- Hymenoptera, který v sobě zahrnuje mravence, včely a vosy, druhým řádem je pak Isoptera, v němž jediné sociálně žijící zástupce představují termiti. U zmíněných sociálních skupin hmyzu je základním prvkem vzájemná kooperace jednotlivců, kteří jako obrovská skupina tvoří jakýsi superorganismus. Jedinci jsou na sobě funkčně vzájemně závislí a nejsou schopni přežít mimo vlastní kolonii, ve které se rozvinuli, nemohou se tedy ani stát členem jiné kolonie (Barnes, 1987). Eusocialita se však vyvinula i mimo zástupce sociálního hmyzu, je známá u celé řady dalších živočichů. Jako eusociální se jeví například některé druhy mšic (*Aphidoidea*), třásnokřídých (*Thysanoptera*), koryšů (*Crustacea*), brouk *Austroplatypus incompertus* a dokonce někteří savci- například rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) a rypoš damarský (*Fukomys damarensis*).¹

V oblasti sociobiologie se pro sociální hmyz vžilo označení superorganismus (z latinského *super* = nad to, přes to, a řeckého *organon* = nástroj), které poprvé použil v roce 1910 americký vědec William Morton Wheeler, který se ve svém zkoumání zaměřoval zejména na mravence. Dle něj je totiž nutné pohlížet na tyto skupiny hmyzu jako na nedělitelný celek, na jeden velký superorganismus, skládající se z mnoha jedinců tvořící samostatnou kolonii. Ti vzájemně kooperují, a ačkoliv mají jedinci všechny předpoklady pro úspěšné přežití, nejsou schopni dlouhodobě přežít mimo vlastní společenství. Vyvinuly se u nich totiž specializované formy kooperace, kdy

¹ Ze skupiny koryšů je eusociálním druhem mořský druh *Synalpheus regalis*, který se tak stal vůbec první popsáným eusociálním organismem v moři. Tito garnáti obývají schránky mořských hub a platí pro ně stejná pravidla jako pro jiné eusociální živočichy. Žijí v koloniích o počtu nejméně 100 členů, může jich být až kolem 300. Mezi nimi je jen jedna reprodukční samice, královna (Web č. 1).

Z řad savců jsou zatím známy pouze dva druhy s eusociálním způsobem života- rypoš lysý (*Heterocephalus glaber*) a rypoš damarský (*Fukomys damarensis*). Rypoši jsou hlodavci, kteří tráví život v podzemních chodbách, které si budují. K orientaci jim pomáhají zejména hmatové vousy na čenichu. V rámci kolonie je vždy jen 1 samice, která plodí potomstvo a vybírá si k tomu jednu až tři samce. Samice se dožívají až 20 let, což je u hlodavců poměrně ojedinělé (Web č. 2).

každá skupina jedinců zodpovídá v rámci celku za jinou činnost- matky za reprodukci, trubci zajišťují oplození a dělnice zaopatřují výživu a údržbu organismu. Jedinci jsou tedy na sobě v rámci této hierarchie zcela funkčně závislí (Hölldobler, 2009; Tautz 2009).

Otázkou nadále zůstává, co dělá sociální skupinu superorganismem- je možné si uvést několik znaků, které jsou typické. V širším významu je termín superorganismus příslušný pro jakoukoliv hmyzí kolonii, která je eusociální, zahrnuje tedy nejvyšší míru sociálního chování. To znamená splnění následujících tří rysů:

- 1) dospělci jsou rozděleni na reprodukční kastu a na částečně či zcela nereprodukční dělnice- reprodukce je tedy úkolem velice úzké skupiny jedinců. S tím souvisí i dělba práce daná hierarchickým dělením.
- 2) dospělci dvou či více generací spolu společně koexistují ve stejném hnízdě
- 3) je zde vyvinuta společná péče o potomstvo, kterou zabezpečuje nereprodukční kasta skládající se z dělnic- ty se tak de facto starají o své sestry, zplozené jejich společnou matkou (Hölldobler, 2009).

Přesnější definice pak označuje, že pojem superorganismus může být aplikován pouze na kolonie s pokročilým stavem uspořádání a zejména pokročilého stupně eusociality, v nichž je interindividuální konflikt pro reprodukční privilegium snížen a kasta dělnic je výrazně rozsáhlá (Hölldobler, 2009).

Superorganismus se dále vyznačuje „přisedlým“ způsobem života- jedinci mají své hnízdo, ve kterém většina z nich setrvává naprostou část života a kde uchovává potravu. Většina dělnic zůstává naprostou většinu života v hnízdě, reprodukční jedinci ho opouštějí pouze za účelem páření a pro hledání potravy jsou z hlediska dělby práce vytyčeni speciální jedinci- sběrači (Moritz, Southwick 1992).

Počet členů kolonie dosahuje obrovských rozměrů- většinou je zapotřebí několika tisíců jedinců k vytvoření funkčního superorganismu (Moritz, Southwick 1992). Kolonie však mohou být i mnohonásobně větší, maximum dosahují extrémní kolonie o počtu více než 20 milionů jedinců (Hölldobler, 2009). Velice početné jsou zejména kolonie některých tropických mravenců, například rodu *Dorylus* (označován také jako

Anomma). Dosud známých je 60 druhů tohoto rodu, které se řadí do skupiny mravenců, kteří jsou zcela příznačně označováni jako tzv. army ants- tedy armádní mravenci. Vojáci, známí jako „raids“ (čili „útočníci, nájezdníci“), kteří mají za úkol hledat potravu, jsou totiž charakterističtí svým nesmírně agresivním predačním chováním v rámci této činnosti (Web č. 3). Příkladem kolonií gigantických rozměrů může být druh *Anomma wilverthi*, jehož kolonie mohou zahrnovat až 22 milionů dělnic (Wilson, 1971).



Obrázek 1: **Mravenčí vojáci rodu *Dorylus* útočící na kobylku**

Sociální hmyz zaujímá v celkovém měřítku, co do počtu známých světových druhů hmyzu nepříliš velké procento, jedná se asi o dvě procenta z 900 000 hmyzích druhů. Přesto tyto skupiny dohromady z hlediska počtu jedinců tvoří obrovské kolonie a utváří tak více než polovinu celkové biomasy. Například dle nedávného měření, které bylo provedeno v oblasti tropického deštného pralesu v lokalitě nedaleko brazilského města Manaus, bylo zjištěno, že místní populace sociálního hmyzu zde sestavuje 80 % biomasy (Hölldobler, 2009).

3 Stupně sociálního chování

Jak již bylo řečeno, u výše zmíněných druhů se vyvinulo nejpokročilejší eusociální chování. Postup k této úrovni organizace však byl v rámci evoluce nesmírně dlouhý a existuje tak mezi ním celá řada dalších druhů sociálního chování, které na sebe navazují.

Vzájemná kooperace se nevyskytuje u **solitérních** druhů hmyzu, kde jednotlivci žijí samostatně a nejsou součástí žádného společenstva. Sociální chování se začíná formovat u **subsociálních** živočichů, kde se dospělci starají po určitou dobu o své vlastní nymfy či larvy. Začíná se tak vytvářet rodičovská péče, kdy se jeden či oba rodiče starají o své potomky. Nejzákladnějším a nejčastějším modelem péče o potomky představuje maternální péče, kdy se o potomky stará matka. Další typ je pak tzv. paternální péče, kdy se naopak o potomky stará samec. Tento typ je již podstatně omezenější a vyskytuje se přibližně u 100 druhů hmyzu, většina z nich je součástí řádu Hemiptera. Příkladem může být vodní ploštice *Abedus herberti*, kde samička nalepuje vajíčka samečkovi na záda a ten se od toho okamžiku přestává krmit a jeho primárním úkolem je ochrana vajíček až do vylíhnutí mláďat. Zvláštní jsou i vosy druhu *Trypoxylon superbum*, kde po naklazení vajíček už veškerá péče včetně ochrany před predátory připadá na samce. Častější je ovšem jen nepřímá péče, kdy samec částečně pomáhá v určitých ohledech, například z hlediska hledání potravy. Posledním typem péče je tzv. biparentální či parentální, kdy se starají oba rodiče. Tento způsob se vyvinul například u termitů, švábů či různých druhů brouků, například hrobaříků- rod *Nicrophorus* (Resh, Cardé 2003). Tento model sociálního chování již dával evoluční základ pro vznik pozdější eusociality.

V 70. letech zavedl známý entomolog Charles Duncan Michener pojem **parasociální** živočichové, což je skupina, která v sobě zahrnuje hned tři stupně sociálního chování. Jejich výchozím společným znakem je vzájemná interakce mezi členy jedné generace, kteří spolu obývají společné hnízdo. Tzv. **komunální** živočichové však ještě vzájemně nespolupracují za účelem společné péče o potomstvo, které se vyskytuje až u **kvasisociálních** živočichů. Posledním předstupněm eusociality je **semisociální** chování, kde platí kromě charakteristik kvasisociálních živočichů navíc

důležitá dělba práce, kterou zprostředkovává pouze sterilní kasta, která se stará o potomky reprodukivní kasty. Právě dělba práce mezi sterilní kastu, která pečuje o potomstvo reprodukivní královny, je jedním ze tří stěžejních znaků eusociálního chování. Semisociální živočichové se tak evolučně nejvíce přibližují nejvyspělejším eusociálním, jelikož jako jediná skupina splňují alespoň jeden ze tří znaků eusociality (Wilson, 1971).

Eusocialita se tedy v průběhu evoluce stala nejpokročilejším stupněm sociálního života a chování hmyzu, který se vyskytuje u sociálního hmyzu řádu Hymenoptera a Isoptera. Eusocialitu definují tři hlavní znaky- 1) jedinci dvou či více generací spolu žijí ve společném hnízdě, 2) reprodukce je omezena na velice úzký okruh jedinců- s tím souvisí i dělba práce, kterou má na starosti pouze sterilní kasta, 3) poslední podmínkou je společná péče o potomstvo, kdy se stará nereprodukivní kasta dělnic, která tak vlastně určitou část života pečuje o své „sestry“ (Wilson 1971; Hölldobler 2009).

Ačkoliv je eusocialita v rámci evoluce poměrně vzácná, význam, který si dokázali eusociální živočichové získat, je velice pozoruhodný. Eusociální hmyz, zejména mravenci a termiti celkově směřují k dominanci prostředí, které obývají. Tím se eusociální chování stalo nejúspěšnějším modelem chování ze zcela prostého důvodu- organizované skupiny totiž v ohledu boje o zdroje jasně poráží soliterní organismy a v pokročilejším smyslu, velké organizované skupiny vytěsňují ty menší svého druhu (Hölldobler, 2009).

Z hlediska hierarchie se u těchto societ rozlišuje reprodukivní kasta, která v sobě zahrnuje jednu nebo několik královen, těm pomáhá sterilní kasta složená z dělnic. U některých druhů mravenců a zejména u termitů, je tato kasta ještě doplněná skupinou vojáků. Úkolem dělnic je obstarání potravy a péče o potomstvo, starají se ovšem i o královnu, které také obstarávají potravu.

V rámci eusociality lze rozlišit skupiny, u nichž se vyskytuje primitivní forma eusociálního chování- sem řadíme zejména některé „papírové vosy“ (tzv. paper wasps) z nadčeledi Vespoidea- například známý rod vosík (*Polistes*). Jedná se o druhy žijící primitivně eusociálně- zimu vždy přežívá jen matka, která každý rok zakládá nové společenství. Pro tyto druhy vos je typické, že všichni jedinci ve společenstvu jsou si

velice podobní z hlediska morfologie a žijí ve společenstvech, které jsou jen zřídka starší než jeden rok. Kolonie je založena nejčastěji více než jednou královnou, ovšem velice brzy si jen jediná královna vybuduje dominantní postavení a dostává se do čela hierarchie kolonie. Královna se tak jako jediná stará o reprodukci, s výjimkou několika jí podřízených královen, které mohou také klást vajíčka- ty pak dominantní královna sní nebo je ponechá, aby se z nich vyvinula další pracovní síla. Některé druhy vos naopak zachovávají v rámci svého společenství několik plodných královen po celou dobu existence hnízda. Druhým stupněm se pak stal vysoce eusociální způsob života, který lze nalézt zejména u včel, mravenců či vos podčeledi Vespinae. U těchto skupin je naopak rozdíl v kastách, kdy královna je vždy větší než dělnice a má výrazně zvětšenou břišní dutinu (Gullan, Cranston, 1994).

4 Nadřazenost a výhody sociálních společností

Sociální hmyz v rámci svého eusociálního chování představuje typ society, kterou označujeme jako anonymní uzavřená společnost. Jedinci spolu žijí ve společném vybudovaném hnízdě, ve kterém vedle sebe koexistují minimálně dvě generace. Základem pro tento typ živočišné společnosti je rozeznání jednotlivců na základě pachu, čímž si vytváří skvělou obranu hnízda, jelikož tak zabraňují vstupu cizích jedinců. Pokud se tak stane, predátor či jedinec z jiné kolonie je okamžitě rozpoznán (Veselovský, 2005).

Život ve velkém společenství představuje pro superorganismus nesčetné množství výhod a můžeme tak hovořit o jisté nadřazenosti, které tyto skupiny mají oproti soliterním druhům hmyzu.

Velká početní převaha a s ní spojená úzká vzájemná kooperace jedinců zapříčinila výraznou dominanci těchto skupin v prostředí. Sociální hmyz tak v podstatě vytěsnil soliterní druhy z těch nejvýhodnějších míst pro lokaci hnízda. Všeobecně s jistou nadsázkou lze tedy tvrdit, že sociální hmyz ovládá centrální části prostředí, zatímco soliterní hmyz převládá na jeho okraji. V rámci jednoho prostředí pak výhodnější pozici získávají sociální druhy, které obývají větší a výhodnější plochy, například z hlediska zdroje potravy. Soliterní druhy se pak v rámci mezidruhové kompetice musí spokojit i s méně hostinnými lokalitami. Society se všeobecně nejhojněji vyskytují v nižších zeměpisných šířkách, zejména se nacházejí v oblasti tropů a subtropů (Gullan, Cranston, 1994).

Výrazná konkurenční výhoda je u societ vždy spojena s jejich kastovním systémem a tím i efektivní dělbou práce, která v rámci společnosti umožňuje mnohonásobně vyšší stupeň úkolů, které jsou schopni vykonat. Plusem se tak stává fakt, že zde dochází k celé řadě aktivit, které jsou vykonávány paralelně- hledání potravy, péče o potomstvo, krmení královny či údržba hnízda- všechny tyto činnosti probíhají de facto v jednom okamžiku a jedna činnost neohrožuje v rámci hnízda druhou. Tím se hnízdo stává daleko méně zranitelné vůči predátorům či parazitům, kteří by mohli napadnout hnízdo například v průběhu hledání potravy. Proto je tento systém daleko

efektivnější oproti solitérnímu hmyzu, kdy je riziko napadení podstatně větší (Gullan, Cranston, 1994).

S tím souvisí i obrana před nepřítelem, která je v rámci societ daleko výhodnější. V rámci velkého počtu jedinců jsou daleko schopnější protivníka napadnout, ale zejména se ubránit útoku predátora. Kolonie je totiž schopná velice rychle uspořádat celou kastu dělnic či vojáků, kteří mají za úkol obranu hnízda a predátora zneškodnit. Početní převaha a dělba práce se tak opět ukazuje jako velmi efektivní a důmyslný systém (Gullan, Cranston, 1994). Například včely jsou schopné při útoku sršně na hnízdo zalarmovat velké množství dělnic, které predátora obalí svými těly a rychlým pohybem křídel vytvoří takovou teplotu, že jedince touto svojí obrannou aktivitou usmrtí- doslova přehřejí k smrti. Nově je prokázáno, že podíl na případném usmrcení predátora v podobě sršně má i extrémní koncentrace oxidu uhličitého, která vzniká vlivem naprosté izolovanosti predátora od okolního prostředí. Nedochází tak pouze k přehřátí těla, ale také udušení vlivem nedostatku kyslíku. Obrana proti většímu nebo početnějšímu predátorovi je tak pro society daleko jednodušší než pro solitérní hmyz, pro kterého se může takový útok stát nepřekonatelným problémem.

V rámci ochrany před nepřítelem má sociální hmyz také výhodu v tom, že oproti solitérním druhům je daleko agresivnější. Podstatou societ je totiž naprostá podřízenost v rámci kolonie, kdy v rámci obrany hnízda dají dělnice v šanci vlastní život pro zachování superorganismu jako celku (Hölldobler, 2009). Komunikace v rámci societ je pak zejména na chemické bázi, prostřednictvím feromonů. Ty jsou také odpovědné za rozpoznání jedinců v rámci kolonie. Díky tomu jsou ale stejně tak jedinci v rámci celé kolonie velice rychle schopni rozpoznat případného predátora ve svém hnízdě (Wilson, 1975). Přesto ale existují příklady jedinců solitérního hmyzu, který žije u hmyzu eusociálního, přičemž používají různé strategie na ošálení.²

² Velkou skupinu parazitů a parazitoidů tvoří čeleď zlatěnkovitých (Chrysididae), která čítá více než 3 000 druhů. Tato čeleď bývá označována jako tzv. cuckoo wasps- „kukaččí vosy“, které kladou vejce do hnízd vos a částečně včel, často je napadán rod *Polistes*. To jim umožňuje zejména velice podobná pachová stopa vlivem feromonů, které nejsou hostitelé schopni rozpoznat a odlišit (Zahrádník, 1998). Parazitem vosích hnízd je dále například brouk vějířník nápadný (*Metoecus paradoxus*), jehož larvy pronikají do vosích larev. Nejprve je z něj vnitřní parazit, později se usadí a vysává vosí larvu zevně.

Výhoda společností pak vězí také v jejich efektivní dělbě práce- každý druh úkolu mají splnit v rámci hierarchie předem vytyčení jedinci. S velkým počtem členů kolonie pak ale souvisí také fakt, že pokud daný úkol není splněn jedním jedincem, okamžitě je splněn jiným a úkol je tak vždy brzy dokončen, přičemž bez povšimnutí zůstane jen krátce. S tím je spojená i nahraditelnost jedince v rámci superorganismu- pokud se tak například včelí průzkumnice při hledání potravy již nevrátí do hnízda či je při jeho obraně zabita, okamžitě je v rámci kolonie nahrazena jinými jedinci. Nehrozí tak ale nikdy fatální nebezpečí pro celou kolonii, jak by tomu bylo v rámci solitérních druhů (Hölldobler, 2009).

Velkým usnadněním se pro society stává stavba společného hnízda, které tak získává celou řadu velice propracovaných prvků. Jsou pro ně typické složité a propracované stavby, kterých by jedinci nebyli schopni. V rámci složitějšího systému hnízda jsou navíc schopni jeho termoregulace, což je jeden z dalších důvodů jejich ekologického úspěchu. Právě regulace teploty hnízda jim totiž umožňuje být aktivní i v době, kdy by solitérní druhy hmyzu stejné velikosti již téměř skomíraly buď vlivem zimy, nebo naopak vlivem přílišného tepla hledaly jiný úkryt (Web. č. 4).

Například včely jsou schopné si v úlu udržet i v létě konstantní teplotu v rozmezí 34,4-35,5°C bez ohledu na okolní teplotu (Veselovský, 2005). Schopnost termoregulace není cizí ani mravencům, kteří jsou schopni v různých částech hnízda udržovat různou konstantní teplotu. Všeobecně lze říci, že mravenci jakožto termofilní živočichové správně fungují při teplotách minimálně okolo 20°C.³ Při těchto vyšších teplotách jsou totiž schopni produkovat jedince, zejména reprodukční kastu, která by se při nižších teplotách nebyla schopna vyvinout. Mají tak v rámci hnízda různé komůrky pro různé účely, nejteplejší komůrky, v nichž se teploty pohybují mezi 25-35°C slouží pro vývoj potomstva, jako zásobovací komůrky a další. U různých druhů mravenců se mravenišť

V hnízdech sršní se vyvíjí jim podobné pestřenky sršní (*Volucella zonaria*) jejich larvy (Macek a kol., 2010). U mravenců pak například často druhy obývají hnízda jiných druhů- například královny mravenců *Formica rufa* zakládají své kolonie v hnízdech jiného druhu- *Formica fusca*.

³ S výjimkou několika druhů, které se naopak přizpůsobily chladnějším podmínkám, například druhy *Nothomyrmecia macrops* či *Prenolepis imparis* (Hölldobler, Wilson 1990).

a teploty v rámci různě postavených komůrek liší, příkladem bych uvedla evropský druh mravence *Formica polyxena* (Hölldobler, Wilson 1990).

Je nutné si uvědomit, že veškeré výhody a tím i nadřazenost, o které lze v rámci sociálního hmyzu oproti soliterním druhům mluvit, spočívá v brilantně propracované dělbě práce. K té jsou jedinci předurčení již v době larválního vývoje v rámci rozdělení do jednotlivých kast. U těchto societ tak hovoříme o tzv. obligátní socializaci, kdy jedinec není schopen samostatného života (Veselovský, 2005).

4.1 Hierarchie sociálního hmyzu

V rámci sociálního hmyzu se vyvinula propracovaná hierarchie, která jedince ze societ dělí do několika kast. Kasta je označení pro skupinu jedinců, která má v rámci kolonie předem udělené role, které musí plnit. Může se jednat o jednu či o celou skupinu rolí. Jednotlivé kasty pak od sebe odlišují úkoly v rámci dělby práce, ale také morfologií těla (Wilson, 1975).

Všeobecně lze kasty sociálního hmyzu rozdělit do dvou úrovní- vyšší stupeň v rámci hierarchie představuje reproduktivní, někdy také nazývaná královská kasta, která tvoří velice malé procento z celkového počtu jedinců a jejím zásadním úkolem je reprodukce. Druhý stupeň pak tvoří sterilní kasta, která není schopna reprodukce- jejich pohlavní orgány jsou totiž zakrnělé a navíc je jejich činnost potlačena feromony vylučovanými královskou kastou.

V rámci sociálního hmyzu- tedy řádů Hymenoptera a Isoptera- se dále rozlišuje hierarchie v podobě kast do několika různých skupin:

- 1) Kolonie se skládá z královny, která představuje reproduktivní kastu a je zakladatelkou celé nové kolonie. Dalšími představiteli hnízda jsou pak dělnice, které jsou nejpočetnější z celé kolonie a které královna v rámci nově vytvořené kolonie zplodí jako první. Samečci jsou součástí hnízda jen krátkou dobu, jejich úkolem je pářit se s královnou a krátce poté umírají. S tímto hierarchickým uspořádáním se setkáme například u včel či vos.

2) U mravenců se rozvinul typ kastovního systému, ve kterém naprosto převažují samice. Existuje u nich z hlediska sociálního hmyzu polymorfismus, který je charakterizován jako koexistence dvou či více rozdílných kast v rámci jednoho pohlaví. Mravenci mají tři základní kasty- na vrcholu hierarchie stojí královna, jí podřízené jsou skupiny sterilních dělnic, které mají v rámci hnízda největší spektrum úkolů. Třetí kasty, do určité míry přídatnou, tvoří samci, kteří se však v hnízdech vyskytují pouze periodicky a jejich hlavním a jediným úkolem je páření s královnou. Krátce po snubním letu, zpravidla do několika dní pak umírají. Velikostí těla se řadí k nejmenším ze všech tří uvedených kast. U některých tropických druhů mravenců pak existuje ještě čtvrtá kasta, či lépe řečeno podkasta dělnic, kterou jsou vojáci. Jejich primárním úkolem je obrana hnízda společně s dělnicemi. Charakterističtí jsou velikostí těla- jedná se o největší dělnice, které mají zejména disproporčně velkou hlavu. Dělnice se pak ještě dělí na střední a malé dle velikosti těla (Wilson, 1971).

Podle počtu královen se mravenčí kolonie dělí na monogynní, v nichž se nachází pouze jedna reproduktivní královna- příkladem může být u nás nejhojněji se vyskytující druh mravenec obecný (*Lasius niger*). Druhým typem je polygynní kolonie, která zahrnuje dvě či více královen. Tato kolonie je v systému hojněji se vyskytující, příkladem je mravenec žahavý (*Myrmica rubra*), (Web č. 5).

3) Podobná hierarchie náleží termitům, ta se v celé skupině znaků podobá mravenčím koloniím. Reproductivní kasty představuje královský pár, samec a samice. Reproductivní kasta je u termitů v podobě dvou forem- první představuje primární skupina, jejíž součástí je královský pár, který je okřídlený, a v určité době roku opouští hnízdo za účelem kopulace a vytvoření nové kolonie. V hnízdě dále existují sekundární neboli náhradní reproduktivní páry, které mají vytvořené funkční pohlavní orgány, ale přesto se na reprodukci nepodílejí a hnízdo neopouštějí. Klást vajíčka začínají až ve chvíli, kdy jeden či oba jedinci královského páru zemřou. Nejpočetnější skupinu kolonie opět představují dělnice, respektive dělníci, kteří se starají

o potomky a hnízdo. U termitů totiž tuto kastu představují jak samice, tak i samci a jejich funkce v rámci dané kasty není nijak rozlišena. Poslední kastou jsou vojáci se silně vyvinutými mandibulami, kteří brání hnízdo (Wilson, 1971; Vinson, 1986).

V rámci evoluce sociálního chování od primitivních forem k nejvyšší míře, kterou představuje eusocialita, došlo také k výraznému odlišení mezi reproduktivní kastou v podobě královny a dělnic. U primitivního sociálního hmyzu se královna a dělnice odlišují zejména z hlediska funkce, ani ne tak z hlediska fyziologie. Naopak u pokročilého eusociálního hmyzu se začíná daleko více diferencovat královna od dělnic z hlediska velikosti těla a vývoje- královna je daleko větší a součástí jejího těla je více tukových složek, které zapříčiňují tvorbu funkčních pohlavních orgánů, které vznikají jen u královské kasty. K diferenciaci těchto dvou kast také přispívá různá výživa, kterou jejich zástupci dostávají. Obecně platí, že královna získává potravu daleko výživnější (Breed, Moore, 2010).

5 Přehled sociálních skupin hmyzu

5.1 Termiti – Isoptera

Termiti patří do řádu Isoptera, který v sobě dle Vinsona (1986) zahrnuje 2 231 žijících a přes 60 vyhynulých druhů. Celá skupina je členěna do sedmi čeledí- Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae a Serritermitidae. Tyto skupiny představují tzv. nižší termity. Zástupci poslední čeledi Termitidae bývají označováni jako tzv. vyšší termiti (Vinson, 1986). Novější odhady hovoří o téměř 2 900 popsáných druzích termitů, kteří jsou rozčleněni do 286 rodů (Capinera, 2008).

Jedná se o malý až středně velký hmyz, který zejména ve starší literatuře bývá často označován jako „bílé mravenci“. Nicméně termiti s mravenci nijak nesouvisí, z hlediska evoluce jsou termitům nejbližší švábi. Termiti se vyvinuli daleko dříve než mravenci a to na počátku druhohor- nejstarší fosilní nálezy spadají do periody křídly- tedy do doby před 144-65 miliony lety. Tyto fosilie zahrnují čeledi Mastotermitidae, Termopsidae a Hodotermitidae. Označení Isoptera pak odkazuje na morfologii jejich těla- jedná se totiž o spojení řeckých slov „iso“ (rovný) a „ptero“ (křídlo)- jejich přední i zadní křídla jsou totiž tvarově stejná a navíc stejně dlouhá (Capinera, 2008).

Termiti se vyskytují v oblasti tropů a subtropů, druhově nejpestřejší oblastí jsou pak tropické deštné lesy v oblasti rovníku. Největší diverzitu z hlediska počtu druhů v dané lokalitě poskytují tropické oblasti Afriky, Asie a Ameriky.

5.1.1 Životní cyklus a chování

Každá nově založená kolonie je dílem královského páru, samce a samičky. Ti jsou okřídlení a v určitou dobu roku se vydávají na snubní lety, během kterých hledají vhodné místo pro založení kolonie a následně dochází k prvnímu páření. U většiny druhů jsou tyto lety spjaty s počátkem období dešťů, které přichází po dlouhém období sucha a tato část roku se tak stává i počátkem tvoření kolonií. Královskému páru po dosednutí na zem odpadají křídla a následně již hledá vhodné místo pro páření, tím se může stát například otvor ve stromu. Tam si vytvoří snubní komůrku, do které je

nakladena první snůška vajíček, jež se postupně mění v larvy. O tuto první generaci potomků se stará královský pár, jakmile však tyto jedinci dospějí, o další potomstvo a navíc i o samotný královský pár už se starají výhradně dělnice. Hlavním rozdílem oproti řádu Hymenoptera je zachování samce, tedy krále v hnízdě- ten pak pravidelně oplodňuje samičku (Capinera, 2008). U termitů se vyvinulo vzájemné krmení, tzv. *stomodeální trofolaxe*, kdy dochází ke krmení z úst do úst. Tak je krmen královský pár, larvy a vojáci prostřednictvím dělnic a dělnice navzájem (Gullan, Cranston 1994).



Obrázek 2: Termiti- světle zbarvené dělňice a voják

5.1.2 Komunikace

Jelikož termiti žijí po celý svůj život ve tmě a jsou s výjimkou královského páru slepí, je pro ně z hlediska komunikace zásadní dotyková komunikace, s níž souvisí i vnímání vibrací díky příslušným receptorům. Vibrace pak u nich slouží zejména jako výstražné signály, kterými dávají vojáci a dělňice najevo nebezpečí. Počáteční komunikace jedinců začíná v rámci hnízda vždy blízkým kontaktem tykadel. Hlavní je pro kolonii ale komunikace prostřednictvím chemických signálů. Jedinci poznávají členy své kolonie podle tzv. typického pachu kolonie- ten je spojením jednak kutikulárních sekrecí a pachu, kteří jedinci absorbují z hnízda (Vinson, 1986).

5.2 Vosy

Vosy představují eusociální hmyz, který z hlediska systematiky řadíme do řádu Hymenoptera, nadčeledi Vespoidea (vosy), kam kromě samotných vos patří ještě mravenci. Čeleď Vespidae (vosovití) se dělí na 7 podčeledí, v České republice na 5 podčeledí. Patří sem solitérní, sociální a sociálně parazitické druhy (Macek a kol., 2010). Macek ve své knize Blanokřídli České republiky I. (2010) uvádí následující podčeledi: Masarinae (medovosy), Eumeninae (jízlivky), Zethinae (papírnice), Polistinae (vosíci) a Vespinae (vosy).

5.2.1 Sociální druhy vos a stavba hnízda

Podčeleď Vespinae v sobě zahrnuje eusociální druhy vos patřící do rodu *Vespula* a *Dolichovespula*, mimo ně je sociální chování patrné u zástupců rodu *Vespa* (sršeň), kteří představují vůbec největší sociální druhy ze všech vos. Tyto skupiny představují nejpokročilejší stupeň eusociálního chování u vos. U podčeledi Polistinae je pak stupeň chování jednotlivých rodů na hranici subsociálního až eusociálního. Zmíněné skupiny v rámci eusociálního chování vykazují určité společné charakteristické rysy- larvy jsou krmeny živočišnou potravou, která je jim zprostředkována v podobě rozžvýkaného uloveného hmyzu a různých drobných živočichů dělnicemi. Typické jsou pro ně hnízda, ty jsou totiž u těchto skupin vyrobeny z materiálu, který vosy získávají z jednotlivých vláken dřeva, které pak mísí se svými slinami. Výsledkem je pak materiál, vypadající jako papír- odtud jsou pak tyto skupiny plošně označovány jako tzv. paper wasps- „papírové vosy“. Jedná se zejména o rody podčeledi Polistinae (rod *Polistes*), který v sobě zahrnuje okolo 200 druhů sociálních vos. Různé druhy vos se pak specializují na dřevo v různém stádiu vývoje. Všeobecně převažuje obliba ve starém dřevě, již trouchnivějícím. Existují však i druhy, které se specializují na rostoucí nepoškozené stromy. Vosy jsou dokonce schopny „recyklovat“ materiál ze starého hnízda, který pak použijí na stavbu nového (Preston-Mafham,1993).

Životní cyklus vos trvá jen jeden rok. S přicházejícím ochlazením, které nastává na podzim, začínají kolonie odumírat. U evropských vos rozlišujeme dva typy vývojového cyklu: dlouhý vývojový cyklus (například vos obecná- *Vespula vulgaris*). Samice se po hibernaci budí počátkem dubna, první dělnice se líhnou v červnu a reprodukce u těchto druhů trvá až do počátku října. Naproti tomu jsou druhy s krátkým vývojovým cyklem (vos lesní- *Dolichovespula sylvestris*), kde se samice probouzí až počátkem května, dělnice se však líhnou už koncem května, celá kolonie pak umírá již koncem září (Macek a kol., 2010). Zimu vždy přežívá jen část samic, které po době hibernace na jaře obnoví činnost vaječníků vlivem vydatné stravy v podobě nektaru a započnou nový reprodukční cyklus včetně založení nové kolonie (Zahradník, 1998).

5.2.2 Založení kolonie a stavba hnízda

Vytvoření nové kolonie je u sociálních vos dvojího způsobu: buď ji zakládá pouze jedna samice, která může být doprovázena několika dalšími, ovšem chybí zde velký zástup dělnic. Tento způsob se vyskytuje u řady skupin, například u kosmopolitního rodu *Polistes*. Kolonie však ovládá pouze ona dominantní samice, královna, která si udržuje své postavení často tvrdými zásahy vůči svým „spoluzakladatelkám“. U vos je pak totiž časté napadení královny jinými samicemi vlastní kolonie, hovoříme o tzv. intraspecifické usurpaci, která končí vždy usmrcením jedné z bojovnic. Tak si královna udržuje dominantní postavení vůči ostatním. Jedná se o tzv. monogynní kolonii, v níž dominuje pouze jedna královna. Druhým typem založení kolonie je několika královnami, které jako rojící se druhy (například zástupci rodu *Polybia*) opouštějí hnízdo a zakládají nové. Takto vzniklá kolonie je nazývána polygynní. Více královen si tu uchovává dominantní postavení, neprobíhají tu v rámci této skupiny fyzické boje, jejich dominance je udržována vlivem specifických feromonů (Preston-Mafham, 1993).



Obrázek 3: Hnízdo tzv. papírových vos rodu *Polistes*

5.3 Mravenci

Mravence řadíme do čeledi Formicidae (mravencovití), která v sobě dle Hölldoblera a Wilsona (2009) zahrnuje 20 podčeledí, které byly dosud objeveny a prozkoumány. Mravenci se začali vyskytovat v druhohorách, konkrétně v křídě, odkud máme také nejstarší fosilní nálezy této skupiny. Jedná se o nálezy dvou skupin-vyhynulé podčeledi primitivních mravenců Spechomyrminae a Armaniinae, což jsou z hlediska anatomické stavby nejprimitivnější zástupci, druhá skupina nálezů v sobě začleňuje podčeledi Aneuritinae, Ponerinae a Formicinae. Mezi vůbec nejstarší nálezy patří ty z podčeledi Aneuretinae, jejichž stáří se uvádí 100 milionů let. Přibližný původ vzniku dnešních moderních mravenců je odhadován na období před 140 až 168 miliony lety (Holldobler, Wilson, 2009). Mravenci společně s termity, kterým jsou v celé řadě znaků podobní, vykazují jednu zásadní podobnost a to v tom ohledu, že všechny druhy těchto dvou skupin žijí eusociálně, na rozdíl třeba od již zmiňovaných vos, kde se vyvinuly i druhy solitérní.

Rozšíření mravenců je kosmopolitní a uvádí se, že v současné době je již známo okolo 12 500 druhů tohoto hmyzu, přičemž v České republice se vyskytuje 105 druhů, které jsou součástí pěti podčeledí (Macek a kol., 2010).

5.3.1 Komunikace

Komunikace u mravenců je velice složitá a vykazuje celou řadu podob. Jedním ze způsobů je například tzv. taktilní komunikace, při níž se mravenci dotýkají pomocí tykadla a různou intenzitou těchto dotyků si sdělují rozličné signály. Tato komunikace je využívána zejména v rámci hnízda, například pokud se dělnice vrací z vnějšího prostředí při hledání potravy a sdělují určitou informaci. Pomocí takových doteků například mravenci spouští tzv. „tandemový běh“ - pokud jedinec nedokáže sám unést nalezenou potravu, tímto typem signálu dá najevo jinému jedinci, že potřebuje pomoci. Vůbec nejprozkoumanější formou taktilní komunikace je orální trofolaxe, kdy dochází k výměně tekuté potravy z úst jednoho mravence do trávící trubice druhého (Hölldobler, Wilson 1990).

Jiným typem je pak vizuální komunikace, která není však u mravenců příliš častá. Tato forma je využívána jen u určitých druhů mravenců, zejména u těch s dobře vyvinutými složenými očima, kteří jsou velice dobře schopni detekovat hýbající se kořist- například amazonský druh *Gigantiops destructor* či africký druh *Santschiella kohli*.



Obrázek 4: Amazonský mravenec *Gigantiops destructor*

Nejrozšířenějším a nejpoužívanějším typem komunikace v rámci mravenčí kolonie je ovšem chemická komunikace prostřednictvím feromonů. Feromony jako chemické substance slouží jako signály- v rámci druhu tedy slouží ke sdělení určité informace jinému jedinci. Tělo mravence je protknuto sítí exokrinních žláz, které slouží

právě k produkci feromonů. Dle Hölldoblera a Wilsona bylo v rámci všech druhů mravenců nalezeno celkem více než 40 odlišných exokrinních žláz, z nichž naprostá většina sloužila k produkci feromonů. A ani toto číslo patrně nebude v rámci žláz konečné. Sdělení určité informace tak může být mimo chemický signál doprovázeno i například taktilní komunikací. V rámci feromonů jsou pak mravenci schopni tyto substance kombinovat z rozlišných žláz či jsou různé informace odlišeny stejným feromonem, ovšem jeho různou koncentrací. Počty užívaných signálů se liší u jednotlivých druhů, například tropický ohňový mravenec *Solenopsis invicta* využívá asi 20 signálů, z nichž dva jsou taktilní, zbytek je prostřednictvím chemické komunikace. Feromony tak slouží jako poplašný signál, obranný či značkovací. Poznávací signály v rámci hnízda jsou rozšiřovány při trofolaxi, kterou mravenci provozují navzájem (Hölldobler, Wilson 2009).



Obrázek 5: Trofolaxe mravenců *Formica rufa*

6 Včely rodu *Apis*

6.1 Zařazení do systému

Včely jsou bezpochyby nejznámějšími a nejvýznamnějšími zástupci sociálního hmyzu, a to jak po stránce ekologické, tak i hospodářské. Jsou součástí řádu Hymenoptera, čeledi včelovití (*Apidae*), konkrétně se jedná o žahadlovité blanokřídlé (*Aculeata*). Rod včely (*Apis*) v sobě zahrnuje následující druhy:

- Včela medonosná (*Apis mellifera*)
- Včela východní (*Apis cerana*)
- Včela sundská (*Apis koschevnikovi*)
- Včela sabašská (*Apis nuluensis*)
- Včela celebeská (*Apis nigrocincta*)
- Včela obrovská (*Apis dorsata*)
- Včela skalní (*Apis laboriosa*)
- Včela květná (*Apis florea*)
- Včela trpasličí (*Apis andreniformis*)

(Přidal, 2004).

6.2 Původ včel

Z hlediska vývoje rodu *Apis*, tato skupina se začala vytvářet v době po odtržení Ameriky a Austrálie od Euroasie a Afriky, z čehož lze odvodit, proč jsou včely původní všude mimo oblast Ameriky a Austrálii, kam byly dovezeny až v 17. století člověkem. Předpokládá se, že rod *Apis* se poprvé objevil ve starších třetihorách, konkrétně v epoše Eocénu, zhruba před 55 miliony let. V rámci různých druhů včel došlo k jejich další diferenciaci do několika poddruhů, jako příklad uvádím druh *Apis mellifera*. V rámci dob ledových docházelo totiž v Evropě i v jiných částech světa ke změnám

geografických znaků, například vlivem hor, což zapříčinilo zvýšenou diversifikaci včel do různých poddruhů. Nejvýznamnějším poddruhem vzhledem k chovu včel se stala *Apis mellifera ligustica*.

6.3 Geografické rozšíření

Původní přirozené rozšíření rodu *Apis* zasahovalo oblasti dnešní Evropy, Asie a Afriky. Největší druhová diverzita rodu *Apis* spadá do Indie a jím přilehlým oblastem, kde je výskyt všech druhů vyjma *Apis mellifera*. Z toho se také předpokládá, že právě tyto lokality jsou místem původu a prvotní evoluce této skupiny. Jinak tomu je u nejnámějšího druhu *Apis mellifera*, u něhož se naopak za původní místo výskytu považují tropické a subtropické oblasti Afriky, kde jejich evoluce probíhala v průběhu třetihor. Odtud následně docházelo k migraci do chladnějších oblastí Evropy a západní Asie. Vlivem výrazného rozšíření míst výskytu do široké škály oblastí, docházelo v rámci rodu *Apis* ke značné diferenciaci, jejímž výsledkem bylo vytvoření celé řady poddruhů. Každý poddruh má pak své charakteristické znaky, které jsou výsledkem jeho přizpůsobení na klimatické či vegetační podmínky dané lokality (Winston, 1987).

Vědecké jméno	České jméno
<i>Apis mellifera mellifera</i>	Včela medonosná tmavá
<i>Apis mellifera ligustica</i>	Včela medonosná vlašská
<i>Apis mellifera caucasica</i>	Včela medonosná kavkazská
<i>Apis mellifera carnica</i>	Včela medonosná kraňská
<i>Apis mellifera cecropia</i>	Včela medonosná řecká
<i>Apis mellifera sicula</i>	Včela medonosná sicilská
<i>Apis mellifera sassimai</i>	Včela medonosná ukrajinská

Tabulka 1: Vybrané poddruhy rodu *Apis mellifera* z hlediska jejich rozšíření-evropské poddruhy

6.4 Vývoj a výživa

Proces růstu a metamorfózy je u včel složitým procesem, který je právem považován za jednu z nejsložitějších interakcí v rámci kolonie sociálního hmyzu. Jedinec musí projít řadou stadií, než se dostane do finální podoby dospělého. Samotná metamorfóza přechodu od vajíčka k dospělci není ničím ojedinělým a vyskytuje se i u jiných druhů hmyzu. Přesto se však včely jako zástupci sociálního hmyzu i v tomto liší od soliterních druhů, a to zejména složitým systémem interakcí mezi snůškou a dospělci, který je jakýmsi předstupněm pro složité a unikátní aspekty chování v rámci včelí kolonie.

6.4.1 Životní cyklus včel

Vývoj včel probíhá čtyřmi hlavními stadii nezávisle na kastě, je tedy u všech jedinců stejný. Stadia zahrnují vajíčko, larvu, kuklu a v poslední řadě samotného dospělého. Životním údělem královny je kladení vajíček, které se následně mění v dělnice či budoucí královny, pokud dojde k jejich oplození. Neoplozená vajíčka jsou pak předstupněm pro trubce. Zpravidla je do každé buňky plástu umístěno pouze jedno vajíčko.

- Nakladená **vajíčka** se liší svojí velikostí i dobou vývoje, v závislosti na podmínkách prostředí a genetické vybavenosti. V průměru se hovoří o 72 hodinách, během kterých se vajíčko transformuje v larvu, inkubační doba se však může pohybovat v rozmezí 48-144 hodin. Hmotnost je v průměru udávána v rozmezí 0,12-0,22 mg u dělnic a královen, velikost pak 1,3-1,8 mm. Všeobecně pak také platí, že u tropických druhů včel jsou kratší stadia vývoje. U vajíček tento rozdíl platí také, jelikož u afrických zástupců včel je inkubační doba v průměru 70-71 hodin, zatímco evropské druhy ve stadiu vajíčka setrvávají v průměru 72-76 hodin.
- **Larva** je stadium, během kterého dochází k rapidnímu vývoji. Během této fáze jsou buňky nezavíčkované a larvy jsou vydatně krmeny, vlivem rychlého růstu pak v této fázi dochází pětikrát k procesu svlékání larev, poslední předchází konečné proměně

v dospělce. Larvální vývoj se liší u jednotlivých kast, nejkratší je u královen, následují dělnice a nejpomaleji probíhá u trubců. U královen je tato doba v rozmezí 3-5 dnů, u dělnic mezi 5-6 dny a u trubců 5-7 dnů. V této fázi dochází k maximálnímu příbytku váhy- u dělnic dochází ke znásobení váhy vajíčka přibližně 700krát, hmotnost tedy v závěru činí asi 140mg, u královen je vzrůst 1700 násobný s váhou okolo 250 mg a nejvíce na váze přibývají trubci, jejichž váha okolo 350 mg značí 2 300 krát větší hmotnost.



Obrázek 6: Vajíčka a larvy včely medonosné

- **Kukla** je fáze trvající u dělnic a trubců přibližně 8-9 dní, u královen pak pouze 4-5 dní. Jedinec již vykazuje charakteristické znaky dospělého ve stavbě těla a nedochází k jeho růstu. Výrazně se ovšem dotvářejí vnitřní orgány a svaly do podoby dospělce, pro jejichž tvorbu využívá kukla živin načerpaných ve stadiu larvy. Po závěrečném svlékání zůstává jedinec několik hodin v zavíčkované buňce, ve které dochází ke stálému zpevňování exoskeletu. Pomocí mandibul pak tvoří díry do víček a dostává se ven z buňky. Vosk, využitý na zavíčkování je pak znovu použit při zavíčkování jiné buňky plástu.
- Celková přeměna v **dospělého jedince** trvá u královen 14-17 dní, u dělnic 16-24 dní a u trubců 20-28 dní. V průměru jsou všeobecně určovány délky vývoje na 16, 21 a 24 dní podle jednotlivých kast.

Doba vývoje se může zpozdít, pokud v úlu klesne teplota pod standardních 35°C či pokud nebude vykonána dostatečná výživa larvy. Pak může být vývoj opožděn až o 5 dní (Winston, 1987).

6.5 Včelstvo a jeho kasty

Pojmem včelstvo se označuje rozsáhlé společenství, které je tvořeno třemi kastami včel- včelí matkou, trubci a dělnicemi. Společně žijí ve včelstvu minimálně dvě generace včel, jejichž vzájemná kooperace je nutným předpokladem k jejich přežití. Včely jako sociální živočichové nejsou schopné přežít delší dobu samy. Například z hlediska teploty není schopna dělnice sama přežít teplotu klesající na 6°C, zatímco včelstvo jako celek přežívá díky kooperaci i velké mrazy.

Ve vrcholném období se ve včelstvu nachází jedna matka, 300-600 trubců a 50 000-60 000 dělnic, které tak díky své extrémně velké početní převaze určují ráz včelstva. Mimo samotné jedince jsou součástí včelstva vajíčka a plod, zásoby v podobě medu a pylu a včelí dílo vytvořené z vosku (Veselý a kol., 2003).

6.5.1 Včelí matka

Včelí matka představuje nejdokonalejší samici ve včelstvu, jelikož je jako jediná díky plně vyvinutým pohlavním orgánům schopna reprodukce. Od dělnic ji odlišuje celá řada morfologických znaků, mimo to však i odlišnosti v chování.

Z hlediska morfologického ji odlišuje absence hltanových a voskových žláz, které se vyskytují u dělnic. Nevyskytují se u nich ani pylové košíčky, což jsou chloupky na nohách určené ke sběru pylu. Dále má včelí matka vzhledem k velikosti těla kratší křídla, menší oči (v průměru mají včelí matky 4 920 ommatidií oproti přibližně 6 300, které mají dělnice). Mimo to mají včelí matky zřetelně menší mozek. Naopak mají dobře vyvinuté mandibulární žlázy, které slouží k produkci feromonů. Ty pak matky využívají k ovládnutí a kontrole chování dělnic, čímž si v rámci včelstva udržují své výsadní postavení (Wilson, 1971).



Obrázek 7: Včelí matka (s číslem) v doprovodu dělnic

Je největším jedincem ve včelstvu, který má také z hlediska tělesných proporcí nadměrně velkou hrudní část. V té se nachází dva vaječníky, z nichž každý je tvořen systémem 180 vaječných rourek (ovariola), ve kterých se tvoří a zrají vajíčka. Těch je pak každá včelí matka běžně schopna naklást více než 1 000 za den, v době vrcholného vývoje včelstva dosahuje počet nakladených vajíček až 2 000 za den. Reprodukce je pro matku jediným úkolem v rámci včelstva po celou dobu jejího života, v žádném období svého života se tak neúčastní běžných úkolů, které provádějí dělnice. Po absolvování tzv. snubního letu, při kterém se matka páří s trubci, se pak vrací do hnízda, kde se po zbytek svého života stává „mašinérií na kladení vajíček“. Matka klade dva typy vajíček- oplozená a neoplozená. Z oplozených vajíček se vyvíjejí dělnice či matky, z neoplozených vajíček trubci (Drašar a kol., 1978).

Předpokladem pro kladení vajíček je absolvování snubního letu, který u matek nastává přibližně od šestého dne po vylíhnutí. Na těchto letech se páří s trubci, po návratu do hnízda kladou vajíčka a po zbytek života už se nepáří. K páření dochází zásadně za letu ve vzduchu ve výšce v rozmezí 10-20 m nad zemí. Matka se během letu páří s více samci, může se jednat i o 10 a více trubiců během jediného snubního letu. Může však u některých včelích matek nastat situace, že se páří na více snubních letech, dvou až třech, které se však uskuteční vždy hned po sobě následujících dnech. Doba snubního letu je poměrně krátká, trvá přibližně 10 až 20 minut, samotné páření je pak extrémně krátké a trvá u jednoho pářícího trubce necelou vteřinu. Trubci se na místa snubních letů vydávají na základě pachu mateří látky, která je vylučována z kusadlových žláz matky. Pro snubní lety platí daná pravidla, které je vymezují- páření

nastává pouze za dobrého počasí s teplotou nad 20°C, zpravidla je nejvhodnější dobou páření 13.-16. hodina a zásadní jsou pak místa páření, tzv. trubčí shromaždiště. Právě nad nimi kopulace probíhá a tato místa jsou stálá, nedochází tedy k jejich změně v průběhu let. Počátek páření nastává ve chvíli, kdy má letící matka otevřenou žihadlovou komoru, do níž trubec zasouvá pohlavní orgán po jeho předchozím vymrštění z těla ven. Dochází tak ke spojení pářícího páru, následné ejakulaci spermatu a hlenu a tím i vlivem tlaku v penisu k prasknutí jeho jemné blány, čímž dojde k oddělení kopulujícího páru. Do vejcovodu matky se dostává pouze sperma, hlen zůstává v žihadlové komoře a na penisu trubce, který ihned po kopulaci umírá. Matka naopak nadále pokračuje v páření s dalšími trubci. Po návratu do hnízda má matka vejcovody, pochvu i žihadlovou komoru plně naplněnou spermatem, přebytek pak z vejcovodů vytéká a společně s hlenem zasychá na konci zadečku, kde vytváří útvar zvaný oplozovací znaménko. Úplné odstranění přebytku spermatu z vejcovodů trvá 12 až 24 hodin, při nedostatečném ošetření dělnicemi může být však sperma vytlačováno ještě po čtyřech dnech od snubního letu. Zbylé nashromážděné spermie jsou uloženy v semenném váčku matky, kde zůstávají po zbytek života matky. Z hlediska počtu se jedná přibližně o 5-6 milionů spermií v řádně naplněném váčku (Drašar a kol., 1978).

Celkový vývoj matky je nejkratší ze všech kast, od položení vajíčka až do konečného stádia vývoje, kdy královna opouští matečník jako dospělec, trvá pouhých 16 dní. Délka života je pak nejdelší, matka se dožívá až čtyř let, ojediněle i více. Matky se vyvíjejí ve speciálních buňkách, matečnicích, které jsou oproti buňkám pro vývoj dělnic, větší a jsou umístěny na okraji plástu. Matečnice jsou vyplněny mateří kašičkou, kterou jsou larvy budoucích matek vyživovány.



Obrázek 8: Matečník vyplněný mateří kašičkou pro vývoj budoucí včelí královny

6.5.2 Dělnice

Dělnice představují další samice ve včelstvu, jsou nejvíce početné, ale oproti včelí královně nedokonalé. Vyvíjejí se z oplozených vajíček stejně jako včelí matky, ale oproti matkám dostávají méně kvalitní potravu a vyvíjejí se v menší buňce. Matky jsou totiž po celou dobu vývoje krmeny výhradně kvalitní mateří kašičkou, zatímco dělnice dostávají tuto kvalitní stravu pouze po první tři dny svého vývoje. To pak zapříčiňuje následné rozdíly mezi matkou a dělnicemi, které nemají vyvinuté pohlavní orgány a nejsou tak schopny reprodukce.

Dělnice představují ve včelstvu pracovní sílu, v průběhu života vystřídají ve včelstvu různé funkce dle svého věku. Na rozdíl od matek mají dělnice na nohou třetího páru vyvinuté zařízení ke sběru pylu a na druhém páru noh trny k uvolňování pylových rousků.



Obrázek 9: Včelí dělnice přenášející na nohou pylové rousky do úlu

Z hlediska stavby těla mají také dlouhý sosák, který jim slouží k sání nektaru, vody a medovice. Jako pracovní síla dělnice staví z vosku včelí dílo, k čemuž jim slouží čtyři páry voskotvorných žláz na břišních šupinách. Navíc se u nich v hlavě vyskytují hltanové žlázy důležité pro tvorbu mateří kašičky, kterou jsou pak krmeny larvy a matka v době kladení. Dělnice vykonávají v úlu různé činnosti v ohledu na svůj věk, mimo to do něj přináší veškerou potřebnou potravu v podobě vody, pylu, nektaru či medovice. Důležitou látkou je pak i propolis, který využívají k úpravám hnízda, například zalepování škvír v úlu.

Dělnice nejsou schopny pářit se, jelikož mají zakrnělé pohlavní orgány, semenný váček u nich není ani vůbec vyvinut. Výjimečně se může naskytnout situace, že u dělnic dojde ke zduření vaječníků- tyto dělnice, u kterých se pak dokonce tvoří menší množství vajíček, se označují anatomické trubčice. Existuje i možnost, že tyto dělnice kladou vajíčka, pak se jedná o tzv. fyziologické trubčice. K tomu může dojít například při osíření včelstva, které není následně schopno odchovat si další matku. Dělnice se pak začnou krmit mateří kašičkou a tím dojde ke zduření vaječníků. Jelikož kladou ale pouze neoplozená vajíčka, z nichž se líhnout pouze trubci, je i přes veškerou snahu toto včelstvo odsouzeno dříve či později k zániku. Nakladená vajíčka se také liší v poloze umístění, zatímco u matek je to vždy na dno buněk, trubčice vajíčka umísťují na stěny buněk (Drašar a kol., 1978).

6.5.2.1 Aktivity dělnic v úlu v závislosti na jejich stupni vývoje

Dělnice v průběhu života vystřídají v úlu celou řadu aktivit, během celého života se takových úkolů, které v rámci úlu plní, může nashromáždit až patnáct.

- **Čistící aktivity** představují jedny z prvních aktivit včelích dělnic. Jedna z nich je příprava buněk, která představuje úkol, které plní už dělnice staré pouze několik hodin. Z dna buněk pak odstraňují zbytky kokonů a larválních výměšků. Starší dělnice pak napomáhají těmto úklidovým aktivitám a dále například čistí stěny buněk. V rámci úklidových činností mladé dělnice dále provádí hygienická opatření, což je další typ aktivity, kterou v průběhu života vykonávají. V rámci toho z hnízda odnáší různé zbytky, například plesnivějící pyl či zejména mrtvé mladé či dospělé jedince. Tyto hygienické úkoly jsou prováděny přibližně ve stejné době

jako čistící aktivity buněk, tedy okolo 11.-15. dne života. V rámci těchto aktivit existuje i specializace u některých včel, které se po několik dní zaměřují výhradně na odstranění mrtvých těl z úlu.

- **Starost o snůšku** se řadí k hlavním aktivitám dělnic. Vlivem vyvinutých mandibulárních a hltanových žláz jsou přizpůsobeny ke krmení larev. Žlázy se u dělnic vyvinou do 3. dne, ke krmení pak zpravidla dochází mezi 6.-16. dnem života. Ke krmení nedochází přenosem potravy z úst do úst, ale dělnice vždy umístí potravu v podobě kapky sekretu na stěnu buňky v blízkosti ústního otvoru larvy. Dělnice jsou také schopny odlišit, v jakém stadiu vývoje se larva nachází a tím odlišit i množství a kvalitu potravy.
- **Péče o královnu** je další aktivitou, která probíhá přibližně ve stejné době jako je péče o snůšku. Rozdíl je ve způsobu krmení, které probíhá přímo přesunem potravy v podobě vydatné mateří kašičky z úst do úst. Krmení pak probíhá stylem, že je královna obklopena 6-10 dělnicemi, které jí kromě samotného krmení olizují jazyky, čímž dochází k získání mateří látky, která způsobuje soudržnost a kontakt celého včelstva. Každé krmení trvá zpravidla méně než minutu, v době vrcholného kladení vajíček je krmena každých 20-30 minut po dobu 2-3 minut na každé krmení.
- **Manipulace s potravou** probíhá v době stavby hnízda, vrchol této činnosti je mezi 11.-16. dnem. Činnost spočívá v tom, že včelí dělnice v rámci úlu odebírají nektar a pyl nasbíraný létavkami, který následně zpracovávají do buněk. Nektar pak dělnice pomocí jazyku vysávají z úst létavek, přičemž celý akt zabere jen několik sekund. Každá létavka při tom takto rozděluje nektar mezi 2-3 dělnice. Pak se dělnice přesune do úlu, kde přesouvá nektar z úst směrem na vzduch, čímž dochází k postupnému odpařování vody. Přibližně po 20 minutách umístí částečně odpařený nektar do buňky, kde pokračuje proces odpařování za pomoci dalších včel, které ovíjejí nektar až do doby, kdy obsahuje méně než 18% vody. Tento proces trvá v rozmezí 1-5 dní v závislosti na řadě faktorů jako jsou vlhkost, ventilace hnízda, počet zahrnutých dělnic či množství nektaru. Pyl je pak umístěn do buněk a pokryt tenkou vrstvou medu, což umožňuje jeho dlouhodobé uložení, až na dobu několika měsíců, než je potřebné ho využít.

- **Ventilace** představuje první venkovní aktivitu, kterou dělnice plní mimo hnízdo. K ventilaci dochází vysoce aktivním pohybem křídel u vstupu do hnízda. Této činnosti se mohou zúčastnit různě staré dělnice, vrchol aktivity nastává u dělnic starých okolo 18 dnů. Ventilace má řadu důvodů- ochlazení hnízda, pokles vlhkosti či hladiny oxidu uhličitého. Tato činnost je nejčastější v letních dnech, zejména odpoledne, tedy v době, kdy je nasbíráno největší množství nektaru.
- **Ochrana hnízda** nastává zpravidla před fází, než se z dělnic stávají létavky, někdy ale až poté. V souvislosti s věkem to nastává přibližně mezi 12.-25. dnem života, přičemž ochrana u vchodu hnízda trvá pouze několik hodin či dní před zahájením orientačních letů. Dělnice ve funkci ochránkyň česna lze rozeznat dle typického postoje- nacházejí se u vchodu do hnízda, kde stojí na zadních končetinách, přičemž přední končetiny mají podzdvížené nahoru, stejně tak tykadla směřují dopředu. Každá z ochránkyň má vymezený prostor pro ochranu, na kterém kontrolují přilétající dělnice. U nich na základě pachu a chování rozeznají, zda je daná včela opravdovou členkou úlu.
- **Orientační lety** představují nejproměnlivější aktivitu z hlediska věku včel, předcházejí aktivitě, kdy s včely stávají létavkami. Orientační lety slouží k prozkoumání blízkého okolí hnízda, které je pak základem pro létavky, které se vydávají na dlouhé lety k hledání potravy. Orientační let trvá zpravidla méně než pět minut.
- **Hledání potravy** je konečný úkol, který mají dělnice splnit před svou smrtí. Co se týče věku dělnice, je hledání potravy také proměnlivou aktivitou, zejména vrcholí okolo 23. dne života. Tzv. létavky opouštějí úl za účelem hledání a přinášení čtyř zdrojů potravy- nektaru, pylu, vody a propolisu. Jako létavka je včela aktivní pouze 4-5 dní, následně umírá. Většina dělnic pak za jeden den vykoná průměrně přibližně 10 výletů mimo hnízdo, může to být však i mnohonásobně více (Winston, 1987).

6.5.3 Trubec

Trubci jsou včelí samci, kteří jsou společně s matkou pohlavními jedinci včelstva. Jejich vývoj spočívá v partenogenezi, kdy se vyvíjejí z neoplozeného vajíčka. Existují tři skupiny trubců dle způsobu, jakým došlo ke kladení vajíček samicemi, ze kterých se pak tyto včelí samci vyvinuli. První skupina jsou trubci vzniklí z vajíček, které oplozená včelí matka vložila do trubčích buněk. Tyto trubce lze ve včelstvu najít jen v rozmezí dubna až srpna, tedy v době sezony. Na konci sezony jsou pak tito trubci z úlu vyhnáni, někdy k tomu dochází i dříve na základě zhoršených podmínek, například horší počasí či snůškové poměry. Druhou skupinu tvoří trubci pocházející od matek, které již nemají v semenném vaku spermií, jedná se o tzv. trubcokladné matky. Jedná se tak buď o neoplozené matky, které se vůbec nespářily, či jim došla zásoba spermií. Tito trubci se líhnou v dělničích buňkách a ve včelstvu se mohou vyskytovat kdykoliv. Třetí druh trubců pochází od dělnic, které se nazývají trubčice. Ty jsou za určitých schopností klást vejce, ve větším množství se vyskytují zejména v osiřelých včelstvech.

Trubci jsou robustní jedinci, kteří vzhledem k tomu, že nemají v rámci včelstva žádné pracovní úkoly, nemají vyvinuté ani potřebná zařízení jako například voskotvorné žlázy nebo žihadlo. Jediný úkol, který musí plnit, je páření a oplodnění matek v rámci snubních letů, kterých se zúčastňují od šestého dne života.

Vývoj trubců je nejdelší ze všech kast, trvá 24 dní. Naopak délka života je velmi krátká, více než polovina trubců se nedožívá 14 dnů. Nejstarší jedinci se dožili 45 až 50 dnů. Trubci nemají schopnost ve včelstvu přezimovat (Drašar a kol., 1978).



Obrázek 10: Jednotlivé včelí kasty- zleva matka, uprostřed trubec a vpravo dělnice

6.6 Podoba včelího hnízda

Včelí hnízdo má svoji charakteristickou podobu a v rámci hmyzí říše je pro něj výjimečné, že k jeho stavbě využívají včely látky, které samy produkují. Buňky hnízda totiž vytváří z vosku, který syntetizují mladé dělnice ze speciálních voskotvorných žláz umístěných na břišní části. Z chemického hlediska je tvořen vosk celou řadou skupin, je udáváno okolo 284 různých, převažují však dlouho řetězcové karboxylové kyseliny a estery. Hovoří se o 67 % monoesterů, které tak kvantitativně ve vosku převládají, dále se zde vyskytují další estery a v malém množství rozmanité druhy organických sloučenin. To platí pro vosk včel *Apis mellifera*, u jiných skupin se však složení liší. Například u bezžihadlových včel, druhu *Trigona australis* jsou hlavní složkou vosku hydrokarbony, tvořící 90% a estery jsou přítomné pouze ze šesti procent. Voskotvorné žlázy jsou aktivní pouze u dospělých dělnic, nejaktivnější činnost vykazují v období mezi 12.-18. dnem života.

Proces stavby hnízda začíná nutnou přeměnou původního produkovaného vosku, který včely zpracovávají do podoby vosku určenému k výrobě buněk hnízda. Včely se pak shlukují do míst určených pro rozšíření hnízda, kde společně vosk zpracovávají ústy. Tím dochází ke strukturální změně vosku, který se za působení slin stává vláčnější a je možné z něj za stabilní teploty okolo 35°C vytvářet buňky. Tento druh vosku pro stavbu buněk se již značně liší od původního vyprodukovaného vosku, ať už z hlediska strukturálního, tak i mechanického (Hansell, 2005).

6.7 Termoregulace hnízda

6.7.1 Pasivní mechanismy

K pasivním mechanismům, které následně ovlivňují mikroklima hnízda, patří například výběr hnízda, jeho orientace či samotná stavba hnízda. Právě tyto faktory způsobují určitý nárazník, který v důsledku rozlišuje potřebnou teplotu pro snůšku v centru hnízda a odlišnou teplotu v jeho okolí. To pak také dopomáhá jedincům v rámci hnízda regulovat s větší jednoduchostí klima za pomoci energeticky náročnějších aktivních mechanismů. Dělnice za tím účelem také staví vertikální pláсты

z vosku, které umísťují na okrajová a horní místa, která slouží za účelem úložiště medu a pylu. Snůška je pak naopak situována do buněk plástu v centrální části. Tím je snůška obklopena a chráněna a má ke svému vývoji vhodnou teplotu (Web. č. 6).

6.7.1.1 Rozhodovací systém při volbě nového hnízda

Volba nového hnízda je rozhodující otázkou v životě včelstva, která nastává na jaře během rojení. Roj, který opouští starý úl, musí urychleně najít nové hnízdo, jehož volba zaručuje přežití celé kolonie do následujícího roku. Volba kvalitního hnízda je o to náročnější, že většina včel z kolonie je pouze několik týdnů stará a tato cesta znamená jejich první výlet z úlu. Utlumena už je v této chvíli i rozhodovací úloha královny, která je již v pozadí. Do popředí se tak dostávají dělnice, zvané průzkumnice, které zodpovídají za nalezení nového hnízda. Již v 70. letech na základě pozorování a následných experimentů bylo zjištěno, že průzkumnice mají zakódované preference při volbě hnízda. Ideálně si totiž vybírají dutiny stromů, jejichž objem činí mezi 30 a 60 litry, s malými vstupními otvory. Rozhodující roli hraje také vzdálenost od původního hnízda, která se ukázala být nejideálnější v rozmezí 400-1000 metrů, stejně jako vstup do hnízda, který je preferován z jižní strany oproti méně oblíbené severní. Lze tedy tvrdit, že včely průzkumnice mají vytvořenou jakousi ideální šablonu úlu, jejíž součástí je představa o nejlepších rozměrech hnízda, velikosti vstupu do něj a také výšky, ve kterém je umístěno (z toho hlediska jsou upřednostňovány vyšší polohy oproti nižším). Doposud se ovšem neví téměř nic o faktu, jak se u včel vytváří tato šablona (Breed, Moore 2010).

6.7.2 Aktivní mechanismy

Včely jako zástupci sociálního hmyzu jsou schopné regulovat teplotu v hnízdě, to jsou schopné ochladit nebo naopak ohřát. Tím jsou dělnice schopné zachovat stálou teplotu snůšky tím, že vytvoří těsný shluk v místě snůšky či jeho okolí a vytváří tak dostatečné metabolické teplo. To je syntetizováno zejména kontrakcí a následným uvolňováním hrudních létacích svalů. Dělnice se pak při poklesu teploty pod 15°C shromažďují kolem snůšky a omezují tak úniku tepla díky minimalizování plochy

(Web. č. 7). Teplota v lokaci snůšky se musí držet v rozmezí mezi 32-36°C, optimálně by měla být na hodnotě 35°C, aby byl zachován standardní vývoj jedinců. V případě, že teplota je příliš vysoká, dělnice ji snižují ovíváním křídel, čímž dochází k odvádění horkého vzduchu hnízda a následné výměně vzduchu. Naopak při snížení teploty se dělnice shromáždí do shluku a tím vytváří dostatečné metabolické teplo (Jones a kol., 2004).



Obrázek 11: Dělnice vířící křídly u vchodu do hnízda za účelem jeho ochlazení

Z druhů včel, které si tvoří hnízdo v dutinách, se řadí *Apis mellifera* a dále *Apis cerana* mezi ty s nejdokonalejší schopností regulace hnízdního klimatu. Snůška snáší poklesy teploty špatně- platí ovšem, že vajíčka a larvy jsou schopné po určitou dobu tolerovat nižší teploty, ovšem kukly již pokles teploty snášejí velice špatně a k poklesu teploty jsou velice citlivé. Pokus setrvají po delší dobu při teplotě nižší než 32°C, dochází ke značným deformacím, například hrudi či četným výskytům sevrklých křídel nebo nohou. Může dojít také k poškození a tím nedostatečné nervové nebo behaviorální funkci. Stálou teplotu musí obstarávat dělnice, jelikož v raných vývojových fázích má snůška nízkou schopnost metabolické přeměny a tím i vytváření a udržení vlastní teploty (Stabentheiner a kol., 2010).

V zimě je nutné shlukování včel, které vede k udržení dostatečné teploty oproti nízké venkovní teplotě. Pokud venkovní teplota klesne na hodnotu 8-10°C, nastává pro včely značná nestabilita. Včely se musí řádně shromáždit, včely mimo hnízdo pak naopak musí projevit o mnoho větší aktivitu a s dělnicemi ze shluku se častěji měnit.

Teplota je tak udržena díky izolaci hnízda, případně může být i někdy uzavřen vstup do hnízda. To objevil už v roce 1931 W. Dunham, který zjistil, že rozdíl teploty v rámci centrální oblasti hnízda, snůšky, došlo během 24 hodinového intervalu k rozdílu mezi maximální a minimální teplotou o pouhých 0,7°C, zatímco venku mimo hnízdo se teplota za tu dobu změnila v rozsahu 17°C (Whittow, 1970).

6.8 Komunikace včel

Sociální život včel vyžaduje dokonalý systém vzájemné komunikace, která je zcela nezbytná. Včely v rámci hnízda vykonávají různé činnosti, které jsou však vzájemně pevně propojené a je proto nutné mít vytvořený systém komunikačních signálů, které propojují chování mezi jednotlivými skupinami v rámci celého hnízda. Různé skupiny dělnic tak vykonávají odlišné činnosti nebo naopak stejné, ale ve zcela jiných částech hnízda. Jelikož musí ale kolonie fungovat jako jeden celek, musí na základě vzájemných komunikačních signálů dojít ke sjednocení informací.

V rámci kooperace existuje celá řada komunikačních signálů, které lze obecně rozdělit do dvou hlavních skupin. První skupina zahrnuje signály jako například různé druhy včelích tanců, které jsou vykonávány ve speciálních souvislostech, mají vliv pouze na určitou skupinu dělnic a vyvolávají specifické odpovědi. Druhý typ signálů v sobě zahrnuje tzv. modulační, čili zvukové signály. Tyto signály jsou vytvářeny v celé škále situací a působí na větší skupinu včel současně. Mezi základní patří vibrační signály, které se řadí k nejpoužívanějším signálům v rámci komunikace. Příjemci těchto signálů jsou dělnice jakéhokoliv věku, královny či vyvíjející se královské buňky. Všeobecně způsobují vibrace zvýšenou aktivitu, která pak ovlivňuje velké množství vzájemných interakcí, například orientační lety, péče o snůšku či rojení. Vibrace jako signál je tak užívána v celé škále situací a může tak mít velký užitek na život kolonie (Schneider, Lewis; 2004).

Všeobecně lze komunikační signály rozlišit do několika skupin- jedná se o signály chemické, kam patří komunikace prostřednictvím feromonů, další jsou akustické signály, kam řadíme často užívané vibrace, a poslední typ představují signály vizuální, mezi které patří rozličné včelí tance.

6.8.1 Chemická komunikace prostřednictvím feromonů

Typickým druhem komunikace včel, stejně jako i ostatních skupin hmyzu, je na základě chemických podnětů, k čemuž jsou využívány feromony. Obecně lze říci, že **feromon** je chemická látka vyměšována z exokrinních žláz živočicha, která vyvolá fyziologickou či behaviorální odpověď jiného živočicha stejného druhu a lze tak hovořit o jakýchsi chemických zprávách užívaných při komunikaci. Feromon je vyměšován jako kapalina a následně přenášen jako kapalina či plyn.

Všeobecně lze feromony eusociálního hmyzu rozdělit do dvou skupin- tzv. **spouštěcích** („releasers či releaser pheromones“) a **základních** („primers či primer pheromones“). Spouštěcí feromony působí přímo na centrální nervový systém příjemce a způsobují tak okamžitou změnu v chování. Mají krátkodobý účinek a tak téměř okamžitě spouští odezvu v chování přijímající včely. Jako příklady spouštěcích feromonů lze uvést ty, které mají souvislost s poplašným a agresivním chováním v nebezpečí, shlukováním a vzájemným rozeznáním nebo působící jako sexuální atraktant (to pak například vyvolá let samečka k samičce po obdržení sexuálního feromonu). Základní feromony zase způsobují fyziologické změny příjemce, které mohou vyvolat nové znaky v chování. Na rozdíl od spouštěcích feromonů mají dlouhodobý účinek. Do této skupiny se řadí feromony související s potlačením reprodukce, které produkuje včelí matka, aby zabránila vývoji pohlavních orgánů dělnic. Dále jsou sem řazeny ty, které hrají nezbytnou roli v organizaci a soudržnosti vyvinutých eusociálních skupin (Free, 1987).

6.8.1.1 Rozšíření feromonů mezi jedinci kolonie

Feromony jsou produkovány žlázami s vnější sekrecí a příjemce je získává přímým tělesným kontaktem. Nebo se může jednat o těkavé látky, které mohou působit až na vzdálenost několika kilometrů a přímý tělesný kontakt tak není nutný. Základem pro rozšíření feromonů jakožto prostředků chemické komunikace je ovšem spíše setkávání mezi jedinci. Jelikož je u včel frekventované vzájemné krmení mezi jedinci a krmení královnou dělnicemi, společně s vyměňovanou potravou dochází i k rozšíření feromonů. K šíření chemických látek ale nedochází jen při trofolaxi, ale také během

kontaktů tykadel jedinců. Ke kontaktu tykadel jedinců totiž nedochází jen během krmení samotného, ale i mimo něj. Feromon se tak například dostane k dělnicím krmící královnu a od nich je pak přenášen k dalším dělnicím v rámci hnízda skrze kontakt tykadel. K získání a rozšíření feromonů dochází také například při péči o královnu, kterou dělnice nejen krmí, ale také čistí důkladným olizováním. Právě při olizování královny dochází k přenosu například známého feromonu „mateří kašičky“, který mezi sebou včely rozšiřují dále (Free, 1987).

6.8.1.2 Aspekty života včel ovlivňované feromony

Feromony mají v životě včel nezastupitelné místo v komunikaci. Se svými 15 doposud známými exokrinními žlázami, které slouží mimo jiné k produkci feromonů, se řadí mezi živočichy s nejsložitějším feromonálním komunikačním systémem.

- **Hromadný útok** je známým jevem, u kterého dochází při napadení vetřelce jedinou včelou k bleskovému přidání ostatních včel. Podmíněnost k útoku způsobují dva druhy **poplachových feromonů**, které jsou syntetizovány v mandibulární či Koševnikovově žláze. K uvolnění feromonu dochází při samotném útoku, během kterého dá včela žihadlo a dojde tak k vytržení jedové žlázy s částí zadečku. Poplašný feromon však může být uvolňován i pouze během výhružné pozice, při které má včela zdvižený zadeček, vysunutě žihadlo a otevřenou žihadlovou komoru, ze které se feromon uvolňuje. Během toho dochází také k pohybu křídel, což ve výsledku vyvolá u včel agresivitu. Oba poplachové feromony jsou směsicí mnoha látek, u mandibulárně sekretovaného feromonu se jich udává přes 40, hlavní účinnou složkou feromonu je v tomto případě izoamylacetát.
- **Sdružování včel** představuje základní přirozenou vlastnost společnou pro skupiny sociálního hmyzu. Ke sdružování dochází na základě sekrece feromonů Nasanovy žlázy, která je umístěna na zadní horní části zadečku. Takto sekretované feromony používají včelí dělnice po návratu z letu do úlu, kde zvedají zadeček a víří křídly, čímž dochází k uvolnění látek Nasanovy žlázy.

Jedná se o směs několika látek, z nichž nejsilnější představuje citral. Na tomto základě včely informují o potravě a díky velké přitažlivosti feromonu dochází k jejich shlukování a následnému hledání zdroje potravy (k tomu jsou v rámci orientace využívány také včelí tance). Mimo to jsou feromony Nasanovy žlázy produkovány dělnicemi před rojením, kdy po setkání s novou matkou a informují ostatní dělnice o vytvoření roje.

- **Hledání potravy a s tím spojená orientace v prostoru** představuje další z hlavních vlastností včel v ohledu na dělbu práce. Stejně jako ostatní hmyz, využívající značkovací feromony, i včely využívají v tomto ohledu chemické komunikace. Předpokládá se, že stopovací feromony včel jsou produkovány v Arnhardtových žlázách na chodidlech nohou. Ty pak slouží k navigaci a orientaci na krátké vzdálenosti. Z hlediska hledání potravy však drží privilegium optické včelí tance, které jsou zásadním zdrojem informací na velké vzdálenosti.
- **Sekrece mandibulární žlázy matky** představuje nejdůležitější složku pro celkovou feromonovou komunikaci včel. Jedná se o tzv. QMP („queen mandibulare pheromone“), který má v rámci úlu širokou škálu úkolů. Sekret mandibulární žlázy je známý jako mateří látka. Feromon produkováný matkou má totiž na dělnice účinky jak spouštěcích, tak základních feromonů. Stěžejní funkcí mateřského feromonu je udržení dominantního postavení v rámci kolonie, ke kterému dochází jednak na základě potlačení pohlavní dospělosti dělnic, jednak vlivem zabránění výchovy nových matek. K inhibici pohlavní aktivity dělnic dochází vlivem mateří látky, která u nich zastaví vývoj párové žlázy s vnitřní sekrecí corpora allata, která zodpovídá za produkci juvenilního hormonu (JH). JH je totiž nezbytný pro rozvoj vaječnicků dělnic, ke kterému takto nedochází. Sekrety mandibulární žlázy mají také vliv na chování. Pokud matka produkuje standardní množství mateří látky, staví dělnice pouze dělničí komůrky a vychovávají dělnice. Pokud ale dojde ke smrti či odstranění matky, už do 30 minut poté dochází k radikální změně chování, které způsobuje přestavbu buněk v nouzové matečnické, ve kterých jsou vychovávány pouze matky. K podobnému chování dochází před rojením, kdy matka značně sníží

sekreci mateří látky přibližně na čtvrtinu, což vyvolá u dělnic stavbu matečnicků na okrajích plástů. S feromony mandibulární žlázy také souvisí atrakce dělnic k matce, jelikož s velkým množstvím mateří látky se snižuje hladina JH a dochází tak k pozdržení vývoje sběracího chování. Proto dělnice setrvávají většinou část svého života v úlu, kde pečují o matku a larvy.

- Feromonová komunikace je vlastní nejen matce a dělnicím, ale také **larvám**. Na povrchu kutikuly larev je přítomná směs esterů, která působí na chování dělnic. Se zvětšujícím množstvím larev se snižuje hladina JH hormonu, čímž je opožděn sběrací pud a dělnice tak věnují více času péči o larvy. Navíc přítomnost mladých larev pozastavuje výchovu nových matek (Hanus, Šobotník, 2005).

6.8.2 Vibrační signály jako zdroj komunikace

Vibrace vykonává dělnice silným chvěním svého těla dorzoventrálním směrem, které probíhá po dobu jedné až dvou sekund. Včely, které takto komunikují, obvykle prochází skrze velkou plochu hnízda a tvoří celé série signálů, 20 i více za minutu, které vydávají po dobu od několika minut až po více než hodinu. Nejsou dané přesné skupiny včel, které by vibrační signály užívaly, nejvíce jsou však vytvářeny staršími dělnicemi ve věku létavek. Schopné tvořit vibrace jsou už však dělnice starší než dva dny. Tyto signály pak směřují k dělnicím, královně či královské snůšce.

Vibrační signály jsou vždy zaměřené na určité příjemce, kteří jsou vybráni z velké šíře potencionálních příjemců. Signály se k nim šíří prostřednictvím vysílající dělnice, která prochází hnízdem a kontaktuje tím stovky různě starých dělnic při rozličných aktivitách. Ovšem méně než polovina z nich tento signál obdrží, u většiny z nich dojde k tomu, že se jim signál vyhne. Nezávisí zde pak na faktoru jako je stáří včely či podobné, stěžejní roli hraje aktivita. Je totiž převládající tendence, že signál obdrží včely s menší aktivitou. Právě tento signál pak u nich vyvolá změnu stavu v podobě zvýšení aktivity, která ovšem nastává až 15-30 minut poté, co včela signál zachytila. Efekt signálu se projeví zrychlením aktivního pohybu a zřejmý lepší pracovní výkon. Vyvolaná odpověď je odvislá od věku příjemce, čili u starších dělnic ve věku létavek, dochází k jejich přesunu ke vchodu do úlu, což je část určená pro praktikování včelích

tanců. Společně s pachovými signály pak jsou schopné se přenést do míst ke sběru potravy. Naproti tomu mladé dělnice odpovídají na signál zvýšeným setrváním uvnitř úlu, kde provádějí aktivity jako péče o snůšku nebo zpracování potravy.

Vibrační signály směřují také ke královně a královské snůšce. Předpokládalo se, že signály měly za účel utlumit aktivitu kladoucí královny a tím zabránit útoku královny na snůšku během příprav na rojení. To se neukázalo jako výhradní důvod, primární funkce příjmu vibrací bylo připravení odletu staré královny z hnízda během rojení. S tím souvisí i funkce v podobě omezení kladení vajíček, což je nezbytné pro to, aby královna dokázala s rojem odletět (Hrncir a kol., 2005).

6.8.3 Včelí tance

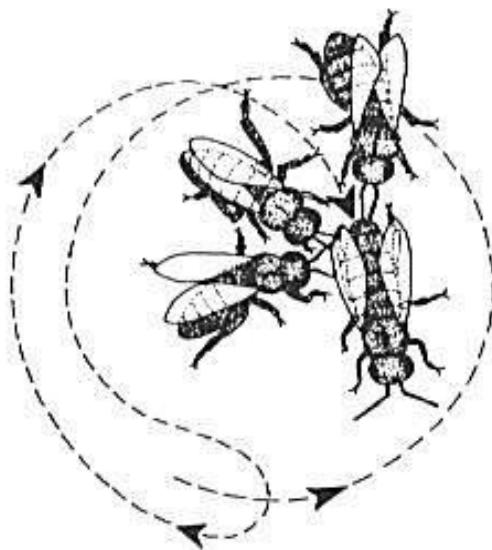
Komunikace včel prostřednictvím včelích tanců patří bezpochyby k těm nejnámějším projevům včelí komunikace. Včely si pro hledání potravy vyvinuly jeden z nejsofistikovanějších systémů v hmyzí říši, který praktikují prostřednictvím zmíněných včelích tanců. Duševní pochody včel prováděné právě prostřednictvím unikátních tanců jsou fascinujícím projevem „intelektuálních“ schopností včel. Takto prováděná výměna informací je v hmyzím světě ojedinělou a kromě komunikace primátů představuje jedinou zvířecí symbolickou řeč. Samotný objev včelích tanců patří k nejvýznamnějším objevům v rámci etologie v průběhu 20. století, za který se zapřičinil etolog Karl von Frisch. Ten za objev včelí řeči obdržel v roce 1973 Nobelovu cenu.

Včelí tance předvádějí včely létavky, označované také jako zpravodajky, po návratu do úlu. Tyto tance mají za úkol nasměrovat ostatní létavky ke zdroji potravy. V rámci této činnosti se rozlišují dva typy tance, které jsou létavkami předváděny v závislosti na vzdálenosti zdroje potravy. Tance se pak také rozlišují z hlediska množství informací, které létavka jeho předvedením předá ostatním včelám.

6.8.3.1 Kruhový taneček

Kruhový taneček představuje jednodušší formu včelí komunikace v rámci včelích tanců. Létavky jej předvádí v případě, že chtějí upozornit na zdroj potravy, který se

nachází v těsné blízkosti hnízda, což představuje vzdálenost přibližně do 80 metrů od hnízda. V rámci tohoto tance létavka předává informaci o lokaci zdroje potravy nedaleko hnízda, neurčuje však ani jeho směr, ani vzdálenost. Úkolem tohoto tance je pouze nalákat létavky k tomuto zdroji potravy (Bradbury, Vehrencamp, 1998). Tanec předvádí létavky vždy po návratu z letu, ze kterého s sebou přináší potravu. Včela během tohoto tance rychlými pohyby opisuje kružnici, což činí několikrát za sebou. Během tohoto tance pak několikrát změní směr tance, čili jakmile doběhne do původního počátečního bodu tance, prudce se otočí a „tančí“ opačným směrem (Hanus, Šobotník 2005).



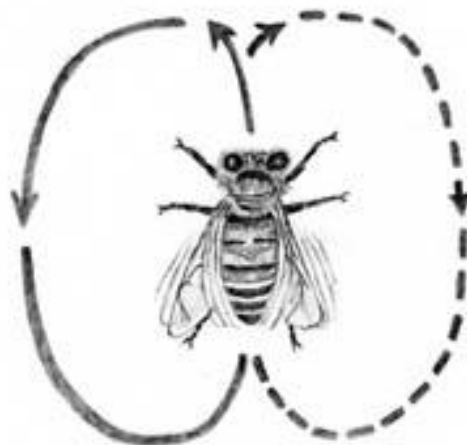
Obrázek 12: **Kruhový tanec včel předváděný létavkami**

6.8.3.2 Natřásavý taneček

Natřásavý, někdy nazývaný také vrtivý či osmičkový taneček představuje další typ řeči včel. Tento typ tance předvádějí létavky při upozornění na zdroj snůšky ve vzdálenosti větší, než je 80 metrů od úlu. Vzhledem k větší vzdálenosti a tím spojené větší obtížnosti hledání potravy si včely u toho tance již vyvinuly systém, kterým ostatním létavkám sdělují směr a vzdálenost.

Létavka vracející se z letu tanec předvádí rychlým opisem osmičky, během kterého vždy ve stejném počátečním bodě, kterým je spojnice těchto dvou elips,

předvádí vrtivý pohyb. Tento pohyb je vibrací, kterou včela vykonává vrtěním těla ze strany na stranu a je známý jako tzv. vrtivá fáze. Tu včela provádí v různé délce trvání, zpravidla 15krát za sekundu. Po této fázi následuje rychlý pohyb do osmičky, během které včela oběhne celou trajektorii s návratem do původního bodu vrtění. Tato fáze je pak známá pod označením „návratová fáze“ (De Marco a kol., 2008).

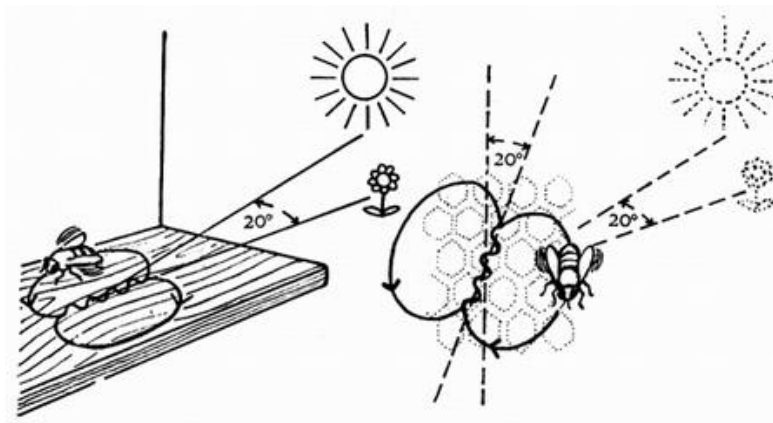


Obrázek 13: Vrtivý taneček včel

K prostorové orientaci využívá létavka Slunce, na jehož základě pak pomocí vrtivého tance předá informaci o poloze zdroje potravy vzhledem k úlu. V tomto ohledu je fascinující schopnost včel orientovat se i vzhledem k neustálým pohybům slunce v rámci denní doby. Včely v sobě mají jakési vnitřní hodiny, pomocí kterých dokážou odhadnout délku svého letu a tu si pak odečíst v rámci svého zpátečního letu. Pokud tedy včela objeví zdroj potravy 10 stupňů nalevo od Slunce, během zpátečního letu do úlu je schopná odhadnout pohyb slunce a pro ostatní létavky, tzv. rekrutky, předvést tanec, který určí polohu potravy na 12. stupni nalevo od Slunce (Bradbury, Verhencamp 1998). Tuto schopnost včel odhalil při svých pozorováních Karl von Kisch a označil ji jako tzv. časovou kompenzaci slunečního kompasu živočichů. Včely mají totiž vrozenou představu o denním běhu Slunce, která jim s pomocí vnitřních naprogramovaných hodin dokáže pomoci určit směr zdroje (Hanus, Šobotník 2005). Kromě této schopnosti dokážou určit směr a létat i při zataženém počasí, jelikož jsou schopné vnímat polarizované paprsky UV záření.

Směr letu včela předá rekrutkám prostřednictvím zásad vrtivého tance. Ten se však liší u jednotlivých druhů včel, které si staví rozličná hnízda. Jiné zásady platí pro včely, které mají otevřená nekrytá hnízda, odkud je zřetelně vidět poloha Slunce. Tyto druhy včel, které mají umístěny plásty vodorovně (například *Apis florea* či *Apis dorsata*), předvádějí k zatančení letového úhlu odchylku vrtivého běhu od Slunce.

Jinak určují polohu zdroje létavky druhů mající hnízda se svislými plásty, mezi nimi i nejznámější druh *Apis mellifera*. Jelikož mají krytá hnízda, používají k zatančení letového úhlu odchylku vrtivého běhu od svislé osy plástu. Tento úhel pak převedou ve venkovním prostředí, vždy tedy platí, že úhel vrtivého tance vůči svislé ploše plástu je zcela totožný s úhlem Slunce vůči zdroji potravy. V tomto ohledu se dále uplatňuje směr tance- pokud tedy včela tančí v místě střetnutí elips směrem nahoru, nalézá se zdroj potravy směrem ke slunci a naopak (Hanus, Šobotník 2005).



Obrázek 14: Vrtivý taneček u včel tančících na vodorovné (vlevo) a svislé ploše (vpravo)

K určení vzdálenosti v rámci tance slouží frekvence pohybu. Platí totiž, že čím je větší vzdálenost zdroje, tím pomaleji včela tančí- zvětšuje se tedy doby, po kterou včela tančí jeden okruh. U jednotlivých druhů včel se však liší letová vzdálenost a její představení prostřednictvím vrtivého tance. Znamená to tedy, že různé druhy včel tančí stejnou vzdálenost různě dlouhým tancem.

Během tance dochází u některých druhů včel k produkci zvuku, které tak akusticky doprovází předváděný vizuální tanec. Nejvíce se tato schopnost vyskytuje u druhů *Apis mellifera* a *Apis cerana*. Tyto zvuky jsou přijímány prostřednictvím Johnstonova orgánu, který se nachází v tykadlech. Původně se předpokládalo, že schopnost vyluzovat zvuky během tance mají pouze druhy včel stavící si hnízdo, ukázalo se ovšem, že se tato vlastnost vyskytuje i u druhu *Apis dorsata*, který nestaví uzavřená hnízda. Když se létavka vrátí do úlu, vyluzuje takto zvuk v rozmezí okolo 200-300 Hz, který doprovází vizuální kruhový či vrtivý tanec (Hauser, 1998).

V souvislosti s komunikací včel došlo k získání nových poznatků díky přečtení kompletního genomu včely medonosné, který vědci provedli v roce 2006. Bylo zjištěno, že včelí DNA obsahuje přibližně 10 000 genů, což je v porovnání s ostatními druhy hmyzu překvapivě málo vzhledem k jejich vysoké organizovanosti. Včela je ovšem fascinujícím tvorem v ohledu na schopnosti zapamatování. Ke své orientaci nevyužívá jen přenesení informací z tanců, ale je dokonce schopna si zapamatovat charakteristické orientační body v krajině. Mimo to je schopna si zapamatovat umístění až pěti lokalit současně, kde je pak schopna nalézt potravu. Kromě tanců a paměti včely využívají schopnosti rozlišovat různé vůně včetně vůně svého vlastního včelstva, které jim pak dopomáhá najít cestu zpět do úlu. Právě genomové rozluštění odhalilo, že DNA včely má 163 genů pro zachycení a rozeznávání vůní (Petr, 2007). I na nalezení potravy tak vedle tanců jako etologických projevů mají vliv feromony. Nalezený zdroj potravy totiž prvně létavka „ovoní“ výměškem feromonů z vonných žláz, které pak zmobilizované včely při hledání ucítí (Hrobařová, 2010).

7 Závěr

Sociální hmyz zaujímá nejen ve skupině hmyzu, ale obecně v celé živočišné říši velice pevné postavení. Ačkoliv se jedná o miniaturní jedince, jejichž mozek je například u včel přibližně milionkrát menší než mozek člověka, jejich neuvěřitelné komunikační prostředky jsou naprosto ohromující. Mimo to přináší eusocialita nesporné množství výhod oproti solitérnímu způsobu života, ať už je to třeba obrana proti nepříteli či útok na něj. V jednotě je totiž síla a právě to je základním rysem sociálních skupin hmyzu- dokážou fungovat jako jeden jediný celek, ačkoliv počet kolonií dosahuje gigantických rozměrů a není de facto koordinovaně řízen pouze jedincem. Sociální hmyz funguje jako superorganismus, kde má každý své místo a funkci, vzájemně se doplňují ve výsledný, jeden fungující celek. Jedinec však mimo kolonii nemá žádný význam, dokonce ani šanci na přežití. Z hlediska jakýchsi „duševních pochodů“ vykazují největší pozornost včely rodu *Apis*, jelikož právě včely si v rámci sociálního hmyzu vytvořily ty nejsložitější komunikační systémy. Včelí tance totiž představují dokonalou včelí řeč, která je kromě komunikace primátů jedinou symbolickou zvířecí řečí.

Sociální druhy hmyzu mají nesmírný význam v ekosystémech a hovoří se o nich tak jako o druzích, které jsou lokalizovány v ekologickém centru. Jako dominantní skupiny si vytvořily nadřazené postavení, jehož výsledkem je osidlování těch nejvýhodnějších lokalit. V ekosystémech pak plní významnou roli destruentů a v některých tropických oblastech tvoří v rámci celkového hmyzu biomasu až do výše 80%. Důležitou funkci mají například mravenci a termiti, kteří vzhledem ke svému hojnému počtu v rámci kolonií obrátí dokonce větší objem půdy než žížaly. Dále se tyto druhy zaslouhují o značné odlehčení v rámci ekosystémů, jelikož zejména mravenci jsou prvořadými predátory, kteří odstraňují až 90% všech mrtvých druhů hmyzu a dalších drobných členovců.

Kromě zásadního významu v ekosystémech, které tyto society plní, však stojí v popředí jejich význam pro člověka. V tomto ohledu mají dominantní postavení včely,

o jejichž markantním a odvěkém významu pro člověka nelze pochybovat. Ať už se jedná o opylení rostlin či získávání celé řady jejich produktů prostřednictvím včelaření, které představuje jedno z nejstarších lidských řemesel a jehož historie sahá až do antického Egypta. Člověk tak využívá produkty jako je včelí med, vosk, propolis či mateří kašička od pradávna.

O významu včel svědčí také fakt, že právě včela se stala třetím druhem hmyzu, u kterého byl kompletně přečten genom. Stalo se tak v roce 2006, přičemž předchozími prozkoumanými druhy se stala octomilka (*Drosophila melanogaster*) a komár (*Anopheles gambiae*).

Cílem této práce bylo vystihnout etologii sociálních skupin hmyzu na základě dostupné literatury. Co se týče chovu včel a odvětví s tím spojených, vyskytuje se poměrně hojná literatura, v oblasti etologie včel a sociálního hmyzu vůbec však již nastává problém, jelikož této tematice se zejména česky psaná literatura věnuje velice okrajově. Navíc se jedná o poměrně staré zdroje, které již neposkytují aktuální poznatky z této oblasti. Náročnější se pak tedy stalo shromažďování materiálů, u kterých bylo nutné obracet pozornost v naprosté většině k zahraniční cizojazyčné literatuře a k odborným článkům z časopisů, kde bylo možné najít kvalitní a nové zdroje informací a právě díky těmto poznatkům bylo možné naplnit veškeré cíle této rešeršní práce. Výjimečnost spočívá především v množství shromážděných informací, v jejich odbornosti a v aktuální využitelnosti nejen pro učitele a odborníky ale také pro širší veřejnost se zájmem o včely a entomologii obecně.

8 Literatura, články, webové zdroje

Literatury a články:

BARNES, R. D. *The Invertebrate Zoology*. Saunders College Publishing. 1987. 893 s.

BRADBURY, J. W.; VEHRENCAMP, S. L. *Principles of Animal Communication*. Sunderland: Sinauer Associates. 1998. 882 s.

BREED, M. D.; MOORE, J. *Encyclopedia of Animal Behavior: Volume 1*. Academic Press. 2010. 834 s.

BREED, M. D.; MOORE, J. *Encyclopedia of Animal Behavior: Volume 3*. Amsterdam: Academic Press/Elsevier. 2010. 823 s.

CAPINERA, J. L. *Encyclopedia of Entomology: Volume 4*. New York: Springer Science. 2008. 1120 s.

DE MARCO, R. J. a kol. Variability in the encoding of spatial information by dancing bees. *The Journal of Experimental Biology*, 211. 2008. Dostupné z:

<http://www.neurobiologie.fuberlin.de/menzel/Pub_AGmenzel/De%20Marco_Gurevitz_Menzel_JEB2008.pdf>

DRAŠAR a kol. *Včelařství*. Praha: SZN. 1978. 321 s.

FREE, J. B. *Pheromones of Social Bees*. Ithaca: Cornell University Press. 1987. 218 s.

GULLAN P. J.; CRANSTON P. *The Insects: An Outline of Entomology*. London: Chapman & Hall. 1994. 491 s.

HANSELL, M. *Animal Architecture*. Oxford: Oxford University Press. 2005. 322 s.

HANUS, S.; ŠOBOTNÍK, J. *Význam feromonů v životě včel*. Včelařství (2005). Roč. 58, Č. 9, s. 233-235.

HANUS, S.; ŠOBOTNÍK, J. *Včelí tance jako zdroj informací*. Včelařství (2005). Roč. 58, Č. 8, s. 213-215.

HAUSER, M. D. *The Evolution of Communication*. Cambridge: MIT Press. 1998. 760 s.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. *The Ants*. Berlin: Springer. 1990. 732 s.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. *The Superorganism: The Beauty, Elegance and Stangeness of Insect Societies*. New York: W. W. Norton & Company. 2009. 522 s.

HRNCIR, M. a kol. *Vibratory and Airborne-Sound Signals in Bee Communication (Hymenoptera)*. Inflow: DROSOPOULOS, S.; CLARIDGE, M.: *Insect Sounds and Communication: Physiology, Behaviour, Ecology and Evolution*. CRC Press. 2005. 552 s. Dostupné také z:

<http://www.bienenforschung.biozentrum.uni-wuerzburg.de/uploads/media/Vibratory_and_Airborne-Sound_Signals_01.pdf>

HROBAŘOVÁ, B. *Komunikace včel*. Včelařství (2010). Roč. 63, č. 6, s. 16-17

JONES, J. C. a kol. *Honey Bee Nest Thermoregulation: Diversity Promotes Stability*. Scienceexpress. 2004. Dostupné z:

<http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/reproduccion/01_termoregulacion_nido_cria.pdf>

MACEK, D. B.; STRAKA, J. *Blanokřídli České republiky I.: Žahadloví*. Praha: Academia. 2010. 524 s.

MORITZ, R. F. A.; SOUTHWICK, E. E. *Bees as Superorganisms: An Evolutionary Reality*. Berlin: Springer. 1992. 395 s.

PETR, J. *Nový objev: K čemu slouží včelí tance?* Včelařství (2007). Roč. 60, Č. 6, s. 148-149.

PRESTON-MAFHAM, R.; PRESTON-MAFHAM, K. *The Encyclopedia of Land Invertebrate Behaviour*. London: Blandford Press. 1993. 320 s.

PŘIDAL, A. *Nejen naše včela medonosná (Apis mellifera), ale i jiné druhy včel rodu Apis žijí na Zemi*. Včelařství (2004). Roč. 57, č. 4, s. 88-93.

RESH, V. H.; CARDÉ, R. T. *Encyclopedia of Insects*. Amsterdam: Academic Press. 2003. 1266 s.

SCHNEIDER, S. S.; LEWIS, L. A.. *The vibration signal, modulatory communication and the organization of labor in honey bees, Apis mellifera*. Apidologie 35. 2004.

Dostupné z:

<<http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/revistaselectronicas/apidologie/35-2/02.pdf>>

STABENTHEINER a kol. *Honeybee Colony Thermoregulation— Regulatory Mechanisms and Contribution of Individuals in Dependence on Age, Location and Thermal Stress*. Plos ONE. 2010. Dostupné z:

<<http://www.plosone.org/article/info:doi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0008967>>

VESELOVSKÝ, Z. *Etologie: Biologie chování zvířat*. Praha: Academia. 2005. 408 s.

VINSON, S. B. *Economic Impact and Control of Social Insects*. New York: Praeger. 1986. 421 s.

WHITTOW, G. C. *Comparative Physiology of Thermoregulation- Volume I, Invertebrates and Nonmammalian Vertebrates*. New York: Academic Press. 1970. 333 s.

WILSON, E. O. *The Insect Societies*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 1971. 548 s.

WILSON, E. O. *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 1975. 697 s.

WINSTON, M. L. *The Biology of the Honey Bee*. Cambridge: Harvard University Press. 1987. 281 s.

ZAHRADNÍK, J. *Bees and Wasps*. Leicester: Blitz. 1998. 192 s.

Webové zdroje:

- Web č. 1** http://findarticles.com/p/articles/mi_m1200/is_n23_v149/ai_18385348/
- Web č. 2** http://www.bbc.co.uk/nature/life/Naked_mole_rat
- Web č. 3** <http://en.wikipedia.org/wiki/Dorylus>
- Web č. 4** <http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/revistaselectronicas/Oldroyd/73.pdf>
- Web č. 5** <http://antkingdom.webs.com/antcaste.htm>
- Web č. 6** <http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/revistaselectronicas/Oldroyd/73.pdf>
- Web č. 7** <http://www.culturaapicola.com.ar/apuntes/revistaselectronicas/Oldroyd/73.pdf>

9 Seznam obrázků

Obrázek 1: Mravenčí vojáci rodu <i>Dorylus</i> útočící na kobylku.....	12
Obrázek 2: Termiti- světle zbarvené dělnice a voják	23
Obrázek 3: Hnízdo tzv. papírových vos rodu <i>Polistes</i>	26
Obrázek 4: Amazonský mravenec <i>Gigantiops destructor</i>	27
Obrázek 5: Trofolaxe mravenců <i>Formica rufa</i>	28
Obrázek 6: Vajíčka a larvy včely medonosné	32
Obrázek 7: Včelí matka (s číslem) v doprovodu dělnic.....	34
Obrázek 8: Matečník vyplněný mateří kašičkou pro vývoj budoucí včelí královny	36
Obrázek 9: Včelí dělnice přenášející na nohou pylové rousky do úlu.....	36
Obrázek 10: Jednotlivé včelí kasty- zleva matka, uprostřed trubec a vpravo dělnice	40
Obrázek 11: Dělnice vířící křídly u vchodu do hnízda za účelem jeho ochlazení.....	43
Obrázek 12: Kruhový tanec včel předváděný létavkami	50
Obrázek 13: Vrtivý taneček včel	51
Obrázek 14: Vrtivý taneček u včel tančících na vodorovné (vlevo) a svislé ploše (vpravo).....	52

Zdroje obrázků:

- Obrázek 1 <http://en.wikipedia.org/wiki/File:Dorylus.JPG>
- Obrázek 2 <http://swarmer.dondodd.com/>
- Obrázek 3 <http://pandasthumb.org/archives/2009/08/post-31.html>
- Obrázek 4 http://www.alexanderwild.com/Ants/Taxonomic-List-of-Ant-Genera/Gigantiops/15878025_r7r4y#1190689092_aNDKc
- Obrázek 5 http://influentialpoints.com/Gallery/Lachnus_pallipes.htm
- Obrázek 6 http://cs.wikipedia.org/wiki/Soubor:Bienenwabe_mit_Eiern_und_Brut_5.jpg
- Obrázek 7 <http://www.agroseznam.cz/cz/agrobazar/detail-inzeratu/1695-vceli-matky-slechtitelsky-chov-antonin-mandat.html>
- Obrázek 8 <http://www.vcelky.cz/materi-kasicka.htm>
- Obrázek 9 <http://www.vcelky.cz/pyl.htm>
- Obrázek 10 <http://www.vcelky.cz/oo-k-cemu-jsou-dobri-trubci.htm>
- Obrázek 11 <http://drkaae.com/MedicalEntomology/Chapter10AfricanBee.htm>
- Obrázek 12 http://www.oskole.sk/?id_cat=15&clanok=1060
- Obrázek 13 <http://www.saburchill.com/ans02/chapters/chap005.html>
- Obrázek 14 <http://alife.tuke.sk/kapitola/641/index.html>

10 Seznam tabulek

*Tabulka 1: Vybrané poddruhy rodu *Apis mellifera* z hlediska jejich rozšíření- evropské poddruhy*