

Univerzita Karlova v Praze - Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



Srovnání hnízdního chování solitérních včel

(Hymenoptera: Apoidea)

Diplomová práce

Zdislava Žáková

Školitel: Mgr. Jakub Straka, Ph.D.

Praha 2011

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

V Praze, 29. 8. 2011

Poděkování

Na prvním místě bych ráda poděkovala svému školiteli Mgr. Jakubovi Strakovi, Ph.D. za trpělivou pomoc a inspirující myšlenky při tvorbě této diplomové práce. Velký dík náleží též Mgr. Kateřině Černé a Mgr. Kláře Doležalové za poskytnutá data. Poděkování patří Ing. Monice Žákové z ČVUT, která sestavila příkazy jazykem SQL, pomocí kterých byly vygenerovány jednotlivé skupiny dat. V neposlední řadě děkuji drahému MUDr Vojtěchovi Kolínovi.

1. Abstrakt.....	5
2. Úvod a cíle práce	6
3. Literární přehled.....	8
3.1. Charakteristika čeledí a druhů, u kterých jsem se zabývala hnízdním chováním, včetně druhů převzatých – (Rezková, 2009), (Doležalová, 2009).	8
3.1.1. Andrenidae	8
3.1.2. Colletidae	8
3.1.3. Apidae	9
3.1.4. Megachilidae	10
3.1.5. Mellitidae	11
3.1.6. Halictidae	11
3.2. Faktory ovlivňující etologii včel	12
3.2.1. Dělení faktorů	12
3.2.2. Klimatické jevy	12
3.2.3. Fenologie rostlin	12
3.2.4. Parazitismus	12
3.2.5. Teplota	14
3.3. Agresivita	16
3.3.1. Rozdělení agresivity	16
3.3.2. Agresivita mezi samci	16
3.3.3. Agresivita mezi konspecifickými samicemi	16
3.3.4. Agresivita mezi samicemi různého druhu	17
3.3.5. Faktory ovlivňující agresivitu	18
3.4. Uzurpace	19
3.4.1. Pojem uzurpace	19
3.4.2. Uzurpace u sociálních druhů	19
3.4.3. Uzurpace u včel hnízdících v dutinách	19
3.4.4. Opuštěné x uzurpované hnízdo	20
3.4.5. Proč dochází k uzurpaci?	21
3.4.6. Následně po uzurpaci	22
3.4.7. Obrana proti uzurpaci	22
3.4.8. Metody výzkumu uzurpací	23
3.5. Hnízdění a výběr hnízdiště	23
3.5.1. Výběr hnízdiště	23
3.5.2. Hnízdění v dutinách	24
3.5.3. Teplota substrátu	24
3.5.4. Tvrdost substrátu	25
3.5.5. Rostlinný porost	25
3.5.6. Blízkost a hojnost zdrojů	25
3.5.7. Přítomnost jiných hnízd	26
3.6. Agregace	26
3.7. Zásobovací lety	27
3.7.1. Letová aktivita	27
3.7.2. Sbíráání pylu a nektaru	28
3.7.3. Sbíráání rostlinných olejů	28
3.7.4. Výběr hostitelské rostliny	29
3.7.5. Vzdálenost letů	30
3.7.6. Trvání zásobovacích letů	30
3.7.7. Počet buněk za den	30
3.7.8. Počet zásobovacích letů potřebných na jednu buňku	31

3.7.9. Zdroje potřebné na jednu buňku	31
3.7.10. Transport pylu – transportní kapacita	32
4. Materiál a metodika	33
4.1. Výběr druhů	33
4.2. Hnízdiště	33
4.3. Odchyt a značení včel	34
4.4. Značení hnízd	34
4.5. Etologická pozorování	35
4.6. Hodnocení výsledků	39
4.7. Rozdělení uzurpací	39
4.8. Zpracování srovnávací tabulky	41
5. Výsledky	43
5.1. Základní přehled	43
5.2. Aktivní a žijící včely	44
5.3. Počet hnízd na jednu samici	45
5.4. Minimální délka života = délka výskytu na hnízdišti	46
5.5. Množství aktivních dní v závislosti na délce života	46
5.6. Délka pobytu v hníždě	47
5.7. Uzurpace	48
5.7.1. Základní informace o uzurpacích	48
5.7.2. Rozdělení uzurpací	48
5.8. Schéma pořadí aktivit	49
5.10. Srovnávací tabulka	53
6. Diskuse a závěr	53
7. Shrnutí	60
8. Literatura	61
9. Přílohy	75

1. Abstrakt

Předložená diplomová práce se zabývá hnízdním chováním zástupců samotářských včel z čeledí – Colletidae, Megachilidae, Mellitidae, a Halictidae. Vybrané druhy byly sledovány v terénu v sezónách 2009 – 2010. Zjišťoval se denní průběh jejich aktivity a charakteristiky sledovaných druhů, jako je počet hnízd na samici, délka života, délka pobytu v hnízdě, aktivní dny, atd. Porovnáváním vzorů chování mezi vybranými druhy jsem se snažila zjistit, které prvky chování jsou mezi druhy společné a které naopak jedinečné.

U všech pozorovaných druhů byl zjištěný vnitrodruhový kleptoparazitismus, a to uzurpace hnízda, navzdory tomu, že se v literatuře s uzurpací setkáme jen zřídka a velmi okrajově.

Klíčová slova: hnízdní chování, uzurpace, agrese, včely, Hymenoptera

Abstract

The diploma thesis deals nesting behavior of the solitary bees Colletidae, Megachilidae, Mellitidae, Halictidae.

The bees were monitored in their natural environment in the years 2009 – 2010. Course of their daily activities, number of nests per female, length of stay in the nest, length of life, active days and other species characteristics were monitored. By comparing the different nesting behavior patterns of the monitored species were found and pointed out the ones that are common and the unique ones. A nest usurpation occurred (at all colonies) regardless the species. The (research) literature does not adress the issue of nest usurpation in detail.

Key words: *nesting behavior, usurpation, aggression, bees, Hymenoptera*

2. Úvod a cíle práce

Včely patří do řádu Hymenoptera, podřádu Apocrita a do nadčeledi Apoidea. Nadčeď Apoidea je monofyletická skupina zahrnující kromě včel také kutilky (“Spheciformes“). Na zemi je odhadováno přes 20 000 druhů včel, které řadíme do 7 čeledí (Colletidae, Stenotritidae, Andrenidae, Halictidae, Melittidae, Megachilidae, Apidae) (Michener, 2007).

Mezi včelami nacházíme odlišné životní strategie. Nejznámější je jistě eusocialita díky známé včele medonosné (*Apis mellifera*). U jiných druhů včel může mít socialita různé stupně (komunalita, kvazisocialita). Nejvíce je samotářských druhů. Jejich etologií se budu v této práci zabývat podrobněji.

Samice samotářských včel si staví vlastní hnízdo, ve kterém buduje buňky pro své potomky (Wcislo & Cane, 1996). Do buněk nanosí potřebný zásobovací materiál pro vývoj budoucího potomka, naklade vajíčko a buňku uzavře. Všem samicím samotářských včel se normálně vyvíjí ovaria a mohou tedy klást vajíčka. Samotářské včely obvykle žijí pouze jednu sezónu. Nová generace se vyvíjí z vajíčka ještě před zimou. Larva sežere zásoby v buňce a přezimuje v zemi jako klidové stadium larvy, či ještě před zimou prodělá vývoj a přezimuje jako imago.

Ekologie i etologie samotářských včel je dosud jen málo známá. Porovnání několika druhů včel může ukázat, které prvky chování jsou mezi druhy společné a které jsou naopak jedinečné.

Porovnáním výsledků hnízdního chování včel již existujících studií s vlastním pozorováním lze očekávat větší či menší rozdíly. Tyto odlišnosti mohou být způsobené biotickými či abiotickými faktory (klimatické jevy, parazitace), či různou vzdáleností zdrojů od hnízdiště. Neméně důležitým faktorem, který může způsobit odlišné výsledky, je metoda výzkumu a způsob zpracování dat.

Cílem této diplomové práce není detailní popis hnízdního chování výše uvedených druhů, ale základní nástin vzorů hnízdního chování. Detailnější popis by vyžadoval více času (několik sezón) a více zkušeností s daným druhem a soustředění se pouze na jeden druh.

Cíle diplomové práce:

1. základní popis hnízdního chování vybraných druhů – *Osmia rufa*, *O. bicolor*, *Colletes cunicularius*, *Macropis fulvipes* a *Rophites quinquespinosus*
2. zjištění frekvence vnitrodruhového kleptoparazitizmu (uzurpace)
3. vytvoření srovnávací tabulky s novými údaji a s daty, které již byly publikovány
4. porovnávání některých druhů mezi sebou – co mají společného a čím se liší – diskuse o faktorech ovlivňujících tyto rozdíly

3. Literární přehled

3.1. Charakteristika čeledí a druhů, u kterých jsem se zabývala hnízdním chováním, včetně druhů převzatých – (Rezková, 2009), (Doležalová, 2009).

3.1.1. *Andrenidae*

Čeď Andrenidae je velká skupina zahrnující kolem 2 000 druhů (Iwata, 1976). Včely z této čeledi se vyskytují po celém světě kromě Austrálie, avšak nejvíce se vyskytují v holarktické oblasti (Michener, 1974). Jejich tělo je většinou tmavě zbarvené, dlouhé 8 až 17 mm. Většina včel z této skupiny jsou včely samotářské. Samice hrabou vlastní hnízdo na horizontálním nebo šikmém terénu (Giovanetti et al., 1999). Nejčastěji hnízdí v zemi a u řady druhů této čeledi byl publikován výskyt hnízdních agregací (Neff & Simpson, 1997, Bischoff, 2003).

Většina druhů je proterandrická (Paxton, 1991), což znamená, že samčí pohlaví začíná aktivovat dříve než samičí. Vysvětlení proterandrie je redukce páření jedinců ze stejného hnízda, tedy mezi příbuznými jedinci (=inbreeding) (Paxton et al., 1999). Pro některé druhy rodu *Andrena* je charakteristické uzavírání hnízdního vchodu. Před odletem z hnízda vchod řádně zakryjí pískem (Wcislo & Cane, 1996), tím snižují riziko parazitace v jejich nepřítomnosti.

Andrena vaga

V Evropě se vyskytuje mezi 42 - 66° s. š. Hnízdí v písčité, hlinité či štěrkovité půdě. *A. vaga* je časně jarní druh vyskytující se od konce března do půlky května. Zimu přečkává v zemi jako imago. Je to oligolektický druh specializovaný na vrby (*Salix cinerea*, *S. caprea*, *S. viminalis*, *S. repens*, *S. aurita*) (Westrich, 1989). Hnízdí většinou v agregacích. Agregace mohou být malé s desítkami samic, až obrovské s deseti tisíci samic. Na tomto druhu parazitují dva druhy kleptoprazitických včel a to: *Nomada lathburiana* a *Sphecodes gibbus* (Westrich, 1989). Pyl a nektar nosí zvlášť, tedy let pro pyl a nektar je oddělený (Bischoff, 2003).

3.1.2. *Colletidae*

Do čeledi Colletidae patří převážně samotářské včely hnízdící v agregaci. Zahrnuje 5 podčeledí, 54 rodů a přes 2 000 druhů. Vyskytují se po celém světě, hlavně v Severní Americe a v Austrálii.

Hnízdo si před letem pro zásoby nezakrývají. Jejich lety mají často vysokou frekvenci, tzn. že jsou krátké a je jich mnoho během dne (Brockmann, 1979). Hnízdo si staví v zemi, ve stoncích trav či ve dřevě v chodbičkách po dřevokazném hmyzu. Pyl s nektarem většinou míchají, nemají tedy oddělené pylové a nektarové lety.

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

Colletes cunicularius

Osidluje přednostně písčitou či štěrkovitou půdu na řídce porostlém povrchu. Hnízdí od poloviny března do konce dubna. Místo hnízdiště a místo zdrojů mohou být od sebe dosti vzdálené. Je často považovaný za oligolektický druh, specializovaný na vrby (*Salix cinerea*, *S. caprea*, *S. aurita*, *S. viminalis*, *S. repens*) (Bischoff et al., 2003). Podle Müller & Kuhlmann (2008) je však druhem polylektickým. Jeho jediným kleptoparazitem je *Sphecodes albilabris*. Jeho zásobovací lety pro pyl a nektar nejsou oddělené, pyl s nektarem tedy nosí zároveň.

3.1.3. Apidae

Čeď Apidae je velká skupina, zahrnující 5 200 druhů. Patří sem velmi důležití opylovači mnoha zemědělských plodin. Apidae dělíme na tři podčeledi - Xylocopinae, Apinae, Nomadinae. Podčeď Apinae zahrnuje převážně druhy soliterní, avšak nejznámější druh *Apis mellifera* a druhy rodu *Bombus* jsou sociální. Xylocopinae jsou většinou soliterní druhy, které staví svá hnízda ve dřevě, či ve stoncích trav. Sběráčky mají redukované, na přenos pylu a nektaru využívají volátko. Nomadinae je skupina kleptoparazitů (Michener, 2000).

Anthophora plumipes

Tato včela patří do rodu *Anthophora*, který zahrnuje více než 300 druhů a 14 podrodů. Vyskytuje se hojně v suchých oblastech a vzácněji v tropickém pralese. Často se ale také nachází v tropickém horském prostředí (Brooks, 1988).

A. plumipes je druh samotářský patřící k endotermním druhům. Dokáže aktivovat i při velmi nízkých teplotách vzduchu (0°C dle Stone & Willmer, 1989). Tomu napomáhá husté ochlupení, tmavé zbarvení těla a velikost jedinců.

A. plumipes je generalista, tzn. že není specializován na konkrétní rostlinný druh. Pyl nosí na nohou. Dle Westricha (1989) začíná aktivita samic začátkem dubna a končí v polovině června. Samci aktivují o 3 týdny dříve. Pro hnízdění vyhledávají písčité či hlinitý podklad. Zapotravou létají i na vzdálenost větší než je 100 m (Westrich, 1989). Patří mezi vynikající letce (Doležalová, 2009).

3.1.4. Megachilidae

Do čeledi Megachilidae patří asi 3 200 druhů. Jedná se o kosmopolitní skupinu břichosběrných soliterních včel, patřící do skupiny “long-tongued bees“. Hnízda staví v zemi či v dutinách, do kterých nosí stavební materiál: bahno, písek či útržky listů (Michener, 2000). Některé rody jsou hnízdní parazité (např.: *Stelis*, *Coelioxys*). Podle Engela (2001) se tato čeleď dělí na tři podčeledi: Megachilinae, Fideliinae a Lithurginae.

Osmia rufa

O. rufa se vyskytuje na území Evropy, Kavkazu a střední Asie. Je to druh samotářský, aktivní v květnu a červnu. Nová generace přezimuje jako imago v kokonu. Pyl a nektar sbírá z široké škály rostlin, patří tedy k polylektickým druhům. Hnízda staví v nejrůznějších dutinách (Ivanov, 2006). Jako stavební materiál používá navlhčenou půdu (tedy bahno), které je sbíráno z okrajů kaluží a seškrabáno do kuličky. Hnízdo obsahuje 1-21 buněk. Nejprve jsou kladena vajíčka oplozená (samice), poté kladou vajíčka neoplozená (samci). Průměrná rychlost reprodukce je jedno nakladené vajíčko za den (Raw, 1972).

Osmia bicolor

O. bicolor je soliterní včela, hnízdící v prázdných ulitách různých plžů (*Cepaea nemoralis*, *C. hortensis*, *C. vindobonensis*, *Arianta arbustorum*, *Bradybaena fruticum* a *Helix pomatia*). V jedné ulitě je většinou pouze jedna buňka. Samice aktivují od půlky března do půlky června. Jde o druh polylektický, přezimující v ulitě jako imago. Na stavbu stěny buňky používají útržky listů. Při dokončování hnízda nanosí kousky dřeva, kamínky a kuličky bahna, aby bylo vajíčko se zásobami v bezpečí. Ulitu pak natočí tak, aby ústí směřovalo k zemi a bylo k ní téměř přilnuté. Nakonec ulitu přikryje stovkami stébel přinešených z okolí (Westrich, 1989).

3.1.5. Mellitidae

Jde o malou čeleď zahrnující 164 druhů včel a rozdělenou do tří podčeledí: Mellitinae, Macropidinae a Dasypodainae. Včely z této čeledi hnízdí převážně v zemi a patří do skupiny „Short-tongued bees“. Několik druhů sbírá rostlinný olej jako výživovou látku pro larvy (Michener, 2000).

Macropis fulvipes

M. fulvipes je druh soliterní, který hnízdí v zemi. Pro hnízdění preferuje spíše pevnou zem, avšak může hnízdit i v písčité půdě. Samice jsou oligolektické, sbírají pyl a olej z rostlin rodu *Lysimachia*. Poněvadž tyto rostliny nesekretují nektar, navštěvují samice i jiné rostliny s dostupným nektarem. Přezimují jako klidové stádium larvy. Jejich kleptoparazitem je *Epeloides coecutiens* (Westrich, 1989).

3.1.6. Halictidae

Čeleď zahrnující 3 500 druhů včel. Jedná se o kosmopolitní skupinu. V této čeledi často nacházíme druhy sociální, a to komunální a především eusociální (Michener, 2007). Některé rody (druhy) jsou kleptoparazitické – nejznámější z nich je *Sphecodes* (Michener, 2007).

Rophites quinquespinosus

R. quinquespinosus je druh soliterní hnízdící v zemi, na suchých a teplých místech, v jílovitých a písčitých půdách. Vyskytuje se obvykle v menších agregacích (cca 20 samic). Samice aktivují od půlky července do konce srpna. Jedná se o druh oligolektický, specializovaný na čeleď - Lamiaceae. Přezimují v kokonu jako klidové stádium larvy. Jejich kleptoparazitem je *Biastes emarginatus* (Westrich, 1989).

3.2. Faktory ovlivňující etologii včel

3.2.1. Dělení faktorů

Faktory ovlivňující chování včel se dělí na biotické a abiotické. Mezi biotické faktory patří parazitismus, fenologie hostitelských rostlin a jejich diverzita v okolí hnízdiště. Přítomnost jiných včel stejného či jiného druhu je neméně důležitým faktorem, který může mít velký vliv na etologii včel (kooperace či agrese mezi včelami, uzurpace hnízd apod.).

Do abiotických faktorů lze zahrnout substrát pro hnízdění a klimatické jevy (teplota, srážky, vítr a sluneční záření) (Žáková, 2008).

3.2.2. Klimatické jevy

Aktivita včel závisí na klimatických podmínkách, do kterých můžeme zahrnout okolní teplotu, sluneční záření, relativní vlhkost vzduchu a rychlost větru (Viscens & Bosch, 2000). Pokud je deštivo nebo fouká silnější vítr, omezují včely svoji aktivitu a zůstávají v hnízdě. Při nečekané změně počasí (silný déšť, kroupy, vítr) vyhledají úkryt pod spadaným listím či pod kameny. Obvykle ale tuto změnu počasí dokážou předvídat a včas se ukryjí do svých hnízd (Corbet, 1990). *Osmia cornuta* má vysokou toleranci k nevlídným klimatickým podmínkám. Může létat i při silnějším větru a za mírného deště (Viscens & Bosch, 2000).

3.2.3. Fenologie rostlin

Jak již bylo uvedeno, mezi včelami nacházíme specialisty a generalisty podle toho, zda využívají jeden, či více druhů hostitelských rostlin (Paxton, 1991). Letová perioda včel je obvykle synchronizována s fenologií jejich hostitelské rostliny (Thorp, 1989). Pokud specialisté začnou vyletovat dříve, než je jejich hostitelská rostlina v rozkvětu, mohou prozatím navštěvovat rostliny jiného druhu. Zásobování však odkládají na dobu rozkvětu hostitelské rostliny (Wcislo & Cane, 1996).

3.2.4. Parazitismus

Parazitismus je biotický faktor, který může výrazně ovlivňovat chování včel. Na samotářských včelách parazituje spousta včel a dalšího hmyzu z řádu Hymenoptera, Diptera a Strepsiptera.

Mohou parazitovat různými způsoby jako je parazitoidismus, endoparazitismus (Strepsiptera) a kleptoparazitismus (včetně uzurpace a kradení zásob). Do parazitismu zahrnujeme také zmocnění se investice, která může být jak do stavění hnízda, tak do zásob. Parazitismus dělíme na vnitrodruhový (kleptoparazitismus) a mezidruhový (parazitoidismus a endoparazitismus).

Kleptoparazitismus

Kleptoparazitické včely si nestaví vlastní hnízda, ale kladou vajíčka do hnízd jiných druhů včel. Těmto včelám se obecně říká „kukaččí včely“, neboť tento způsob parazitace je u kukaček i včel podobný (Brockmann, 1993). Kleptoparazitické včely se tedy vyvíjejí u svých hostitelských včel. Tím ušetří čas i energii, kterou by musely vynaložit při přípravě hnízda a obstarávání zásob pro potomka. Mají větší produkci oocytů, takže nejsou limitovány množstvím vajec, která mohou za den naklást. U pečujících včel je množství produkovaných oocytů korelováno s množstvím pylu, které jsou schopny za den nasbírat (Wuellner, 1999). Kleptoparazitické včely bývají obvykle menší než pečující včely, neboť nemusí stavět hnízdo a nosit zásoby, tudíž „být velký“ není pro ně výhodné (Wuellner, 1999). Samice vlez do cizího hnízda a naklade vajíčko do jedné nebo několika buněk (Sick et al., 1994). Buňky mohou být buď zčásti zásobené, či plně zásobené s vyvíjejícím se potomkem hostitele. Toho ve stadiu vajíčka či larvy samice zlikviduje (Brockmann, 1993), nebo tento proces nechá na svém potomkovi, který v larválním stádiu zničí hostitele sám (Michener, 1978).

Vnitrodruhový kleptoparazitismus

Krádež pylových zásob

Krádež zásob byla pozorována u drvodělek (*Xylocopa*) a u včely medonosné (*Apis mellifera*). Některé druhy drvodělek vniknou do jiného hnízda téhož druhu a kradou zásoby pylu z buněk (Mordechai et al., 1978). *Apis mellifera* byla pozorována, jak obírá pyl z nohou některé samotářské včely (Thorp & Briggs, 1980).

Discarding

Parazitická včela atakuje již uzavřenou buňku a původní zásoby i vajíčko odstraní. Vyčištěnou buňku pak znova zásobí, naklade vajíčko a opět uzavře (Matthews, 1965). Pozorováno u druhu *Heriades carinata*, který hnízdí v dutých stoncích rostlin.

Hnízdní parazitismus (=vnitrodruhový kleptoparazitismus)

Uzurpátor otevře již uzavřenou buňku v hostitelském hnízdě a odstraní hostitelské vajíčko. Pak naklade vajíčko své a buňku uzavře (Eickwort, 1975) (viz výše - *Kleptoparazitismus*).

Uzurpace

Agresivní či neagresivní zabavení hnízda cizí samicí (Wuellner, 1999).

Obrana proti parazitům

Včely se brání proti svým parazitům různými způsoby, avšak k přímým kontaktům mezi parazitem a hostitelem většinou nedochází. Jejich obrana je tedy spíše pasivní. Hnízdění pod kameny má význam termoregulační (Potts & Willmer, 1997), ale může sloužit i jako ochrana proti nepřítelům zvenčí (Wcislo, 1995). Další možné úkryty hnízd jsou např. v trávě, v prázdné ulitě apod. Uzavírání hnízdního vchodu pískem u rodu *Andrena* a komunální hnízdění, což je případ, v němž více včel sdílí společný vchod do hnízda (Wcislo, 1995), také považujeme za ochranu proti parazitům. Snižovat riziko parazitismu lze také zvyšováním frekvencí letů, poněvadž jsou kratší dobu pryč z hnízda (Neff, 2008) a parazit má tedy menší pravděpodobnost úspěšně napadnout hnízdo v době nepřítomnosti hostitele. Rychlost parazitismu mohou včely snižovat i tím, že roztrousí prázdné buňky mezi buňky zásobené (Wcislo & Cane, 1996). Parazit pak má větší práci s nalezením příhodných buněk.

3.2.5. Teplota

Endotermie versus ectotermie

Včely, které dokážou aktivně ovlivňovat tělní teplotu, jsou tzv. „částečně endotermní“. Jsou schopné regulovat a kontrolovat teplotu létacích svalů před letem, během letu a po skončení letu fyziologickými mechanismy a chováním (Willmer & Stone, 1997), a to i když je sluneční záření slabé či úplně chybí. Protože je endotermie velmi energeticky nákladná, jsou tyto včely endotermní pouze při kritických teplotách a před vylétnutím, když se potřebují rychleji zahřát.

Teplota vzduchu (ambient temperature) (T_a)

Teplotu vzduchu označujeme jako T_a . Zahrneme-li do této teploty vnější faktory (sluneční záření a vítr), které T_a ovlivňují, dostaneme teplotu environmentální T_e (Bishop & Armbruster, 1999).

Nejnižší T_e , při které mohou včely létat, jsou např.: pro *Hylaeus ellipticus* (Colletidae) 16,2°C, pro *Dialictus ruidosensis* a *Evylaeus comagenensis* (Halictidae) 17,5°C a 17,0°C, pro *Andrena frigida* a *A. thaspiae* (Andrenidae) 11,3°C a 18,5°C. *Anthophora plumipes* může dokonce aktivovat už při 0°C (Stone & Willmer, 1989).

Tělní teplota (thoracic temperature) (T_{th})

Pro letovou aktivitu potřebují včely dosáhnout určité T_{th} , aby hrudní svaly mohly začít pracovat. Tato teplota se více či méně liší mezi druhy i mezi jedinci v rámci jednoho druhu. Tělní teplota je ovlivňována T_a (viz výše) a velikostí těla. Větší jedinci mohou létat při nižší T_a než jedinci menší, ale při vysoké T_a se rychleji přehřívají (Stone, 1993; Stone & Willmer, 1989). Se zvyšující se nadmořskou výškou velikost těla roste a ztráty se snižují.

Minimální T_{th} se pohybuje mezi 17-35, 7°C. Např. *Hylaeus ellipticus* (Colletidae) má nejnižší startovací teplotu 23°C, *Dialictus ruidosensis* (Halictidae) 20°C, *Evylaeus comagenensis* 17°C (Halictidae.), *Andrena thaspiae* (Andrenidae) 21, 2°C a *A. frigida* 17, 9°C (Bishop & Armbruster, 1999). Maximální tolerovaná (kritická) tělní teplota se pohybuje u většiny včel mezi 45-50°C. Např. *Centris pallida* má kritickou tělní teplotu pohybující se kolem 48 - 49°C (Chappell, 1984).

Způsob zahřívání:

Aktivní (warm-up)

Aktivní zvyšování T_{th} nacházíme u částečně endotermních včel. Teplotu zvyšují jednak pohybem letacích svalů, čili svalovým třesem (Stone & Wilmer, 1989) a díky enzymům ze substrátového cyklu (Surholt & Newsholme, 1981).

Pasivní (basking)

I ektotermní včely mohou svou tělní teplotu zvyšovat a to tzv. sluněním - *basking* (**viz kap. Etogram**).

Způsob chlazení:

Cooling mechanism (=chladičí mechanismy)

Vysoké teploty, při kterých nelze aktivovat, přechkávají včely v hníždě či v jiném úkrytu. Některé sociální včely dokážou vyloučit kapičku vody na hrud' a jejím odpařováním se ochlazují (Willmer & Stone, 1997). U samotářských včel však tento způsob ochlazování nebyl prokázán, neboť nedokážou ztratit vodu při vysoké okolní teplotě (Heinrich, 1993).

3.3. Agresivita

3.3.1. Rozdělení agresivity

Agresivní chování se může projevovat různými způsoby: kousáním, předváděním žihadla ohnutím zadečku pod hrud', bodáním žihadla nebo pronásledováním v letu. Po vstupu vetřelce do hnízda často majitelka kupodivu nejeví žádné agrese a lehce se i svého hnízda vzdá. Někdy však vstoupí do hnízda, uchopí kusadly vetřelce za zadní nohu a vytáhne ho ven (Zobel & Paxton, 2007). Agresivní chování může být způsobené např.: nedostatkem volných míst pro hnízdění, nedostatkem zdrojů, atd. Podle toho, zda se jedná o agresivitu uvnitř druhu či mezi druhy ji lze rozdělit na:

I. Agresivita vnitrodruhová

- 1, mezi samci
- 2, mezi samicemi
- 3, mezi samcem a samicí

II. Agresivita mezidruhová

- 1, mezi samicemi (hostitel x parazit)

3.3.2. Agresivita mezi samci

Samci mezi sebou soupeří o páření se samicí. Někdy dochází k přímým bojům, ve kterých se navzájem kousají mandibulami. Agresivním chováním snižují svoji fitness a dokonce mohou v důsledku toho přijít o život (Schönitzer & Klinskik, 1990).

3.3.3. Agresivita mezi konspecifickými samicemi

Mezi konspecifickými samicemi může více či méně docházet k agresivnímu chování. Důvod k agresii může být odlišného charakteru a síla agresivních sklonů se mezi druhy výrazně liší.

Při sledování vzájemných interakcí *Antophora plumipes* se ukázalo, že projevy agresivity jsou ojedinělé a včely svá hnízda opouštějí většinou bez boje (Doležalová, 2009).

Při pozorování hnízdního chování *C. bicornuta* bylo sledováno mnoho vnitrodruhových interakcí mezi dvěma samicemi u vchodu do hnízda, jako: vyhánění samic vracejících se do svého hnízda, tahání samic z hnízda apod.

Příklad 1: *Majitelka letí pro zásoby a opouští své hnízdo s buňkami obsahujícími pyl. Přiletí cizí samice (vetřelec) a vlezde do hnízda. Po chvíli vetřelec vyletí, obkrouží hnízdo a opět do něj zaletí. Hlavou pak ucpe vchod. Majitelka se po návratu snaží dostat do hnízda (Vinson & Frankie, 2000), ale vetřelec sedící ve vchodu se při jejím přiblížení brání kusadly. Asi po půlhodině neúspěchu se majitelka vzdá a hledá si hnízdo nové (Tepedino & Torchio, 1994).*

Příklad 2: *Vetřelec vlezde do cizího hnízda. Přiletí majitelka a snaží se vetřelce vytáhnout ven pomocí kusadel. Nastává souboj na zemi. Nakonec jedna z nich odletí (Vinson & Frankie, 2000).*

3.3.4. Agresivita mezi samicemi různého druhu

Mezidruhová agresivita nastává mezi dvěma hnízdícími samicemi, které kompetují o hnízdo nebo mezi parazitem a hostitelem.

S mezidruhovou agresivitou se můžeme setkat mezi druhem *Anthophora occidentalis* a jeho hnízdním parazitem (*Xeromelecta californica*). *Xeromelecta* byla pronásledována a atakována, vyskytovala-li se v blízkosti hnízdní agregace *A. occidentalis*.

Příklad: *A. occidentalis* se vrací do svého hnízda s pylem a nektarem. Hnízdní parazit (*X. californica*) se nachází na hnízdišti, nikoliv však v blízkosti jejího hnízda. *Anthophora* parazita pronásleduje, aby ho donutila odletět pryč, přestože její hnízdo parazit neohrožuje (Batra, 1978).

Kooperační obrana může působit proti relativní snadnosti, se kterou může parazit lokalizovat agregační hnízda. Sledování podobných útoků a pronásledování bylo pozorováno u některých druhů rodu *Anthophora* proti kleptoparazitu *Melecta* (Thorp, 1969b).

3.3.5. Faktory ovlivňující agresivitu

Velikost těla

Bosch (2006) uvádí, že velikost jedinců souvisí s jejich úspěšností v boji. Větší samice jsou úspěšnějšími uzurpátory a jsou méně citlivé k hnízdní okupaci (Tepedino & Torchio, 1994). Můžeme je tedy považovat za lepší obránce i útočníky.

Wuellner (1999) pozoroval interakce mezi vetřelcem a majitelem hnízda u druhu *Dieunomia triangulifera*. Popisuje, že vetřelec při setkání s majitelem, opouští hnízdo bez agresivní reakce. Vetřelci totiž byli menšího vzrůstu, takže by v boji prohráli.

U druhu *Amegilla dawsoni* však bylo pozorováno, že velikost těla nehraje roli při obraně hnízda. Vyhrává ta samice, která je v daném hnízdě domácí. Strategie vetřelce tedy často nespočívá v agresivních projevech, ale v hledání opuštěných hnízd (Alcock et al., 2006).

Tvrдость půdy

Pokud je půda, ve které včely hloubí své hnízdo tvrdší, budou samice vůči sobě agresivnější. To je způsobené tím, že vyhloubení tunelu v tvrdší půdě je náročnější na čas i energii, takže uzurpace je velkou výhodou. Tvrдость půdy způsobuje selektivní tlak na menší samice, větší samice mají v boji výhodu (Morato & Martines, 2006).

Nedostatek volných míst ke hnízdění

Týká se to především včel hnízdících v dutinách – ve dřevě či v dutých stoncích rostlin. Čím jsou dutiny (hnízda) vzácnější, tím lze očekávat více interakcí a to i v podobě agresí. Uzurpátorů bude více a majitelé hnízd budou své hnízdo řádně střežit a nevzdají se bez boje (Tepedino & Torchio, 1994).

3.4. Uzurpace

3.4.1. Pojem uzurpace

Uzurpace je zabavení hnízda cizí samicí (Wuellner, 1999). Je to poměrně častý jev mezi solitárními Aculeata (Eickwort 1975, Kim 1997, Vinson & Frankie 2000). U druhu *Centris bicornuta* (Centridini, Apinae) je zabírání hnízda zcela běžná taktika, jak získat vhodný prostor pro hnízdění (Vinson & Frankie, 2000).

Uzurpace mohou souviset s početní hustotou včel na daném území. Se zvyšující se hustotou hnízd frekvence uzurpací stoupá (Eickwort, 1975).

Uzurpátor vlez do hnízda většinou v nepřítomnosti majitelky. Po jejím návratu mohou nastat tyto situace:

1, *majitelka své hnízdo nerozpozná (dezorientace), či uzurpátor odežene majitelku* a ta se svého hnízda dobrovolně vzdá (velikostní rozdíl) (Smith & Parker, 1976).

2, *boj mezi majitelkou hnízda a uzurpátorem*, při kterém se majitelka snaží vytáhnout uzurpátora ze svého hnízda. Uzurpátor se brání tím, že se v tunelu zaklíní či přímo ucpe hlavou vchod do hnízda (Kim, 1997) (viz kap. *Agrese*). Někdy nastává boj „v klubku“ na zemi (Doležalová, 2009).

3, *uzurpátor „tiše zmizí“*, či *majitelka odežene uzurpátora* a v hnízdě zůstává dál.

3.4.2. Uzurpace u sociálních druhů

S uzurpací se můžeme setkat i u primitivně eusociálního hmyzu na začátku cyklu, během něhož královna nově zakládá hnízdo (Paxton et al., 2001).

Při uzurpaci sociálního hnízda získává samice také dělnice (Kaitala et al., 1990). Vnitrodruhová kompetice mezi královnami je velmi často popisována u čmeláků.

3.4.3. Uzurpace u včel hnízdících v dutinách

Uzurpace hnízd se velmi často vyskytuje u včel hnízdících v dutinách, neboť ty mohou být pro hnízdění limitující (Tepedino & Torchio, 1994). Dutiny jsou způsobené vlivem ekologických faktorů (viz kap. *Hnízdění*) a jejich velikostní variabilita hraje důležitou roli při výběru místa na hnízdění. Větší druhy mohou používat méně děr, než mohou druhy menší

a pro menší druhy je nákladnější modifikace nor větších než jsou samy (Tepedino & Parker, 1983).

Uzurpace u druhu *Osmia lignaria*, hnízdícího ve dřevě závisí na poměru aktivních a neaktivních děr. Pokud jsou hnízda vzácná, nastává příležitost uzurpovat (Tepedino & Torchio, 1994). Samice tohoto druhu včel mají tendenci hnízdít v hustě osídleném bloku, poněvadž husté osídlení indikuje mnoho potenciálních hnízdnicích děr.

Včely rodu *Heriades* hnízdící v dutých stoncích rostlin kompetují o prostor ke hnízdění. Po uzurpacích byl pozorován *discarding* (Mathews, 1965).

3.4.4. Opuštěné x uzurpované hnízdo

opuštěné hnízdo – Jako *opuštěné hnízdo* označujeme nedokončené hnízdo, které zůstává 1 den a více bezprizorní. *Kompletní hnízdo* definujeme jako hnízdo se zásobenými buňkami s vyvíjejícími se potomky. Otvor do hnízda je pak často ucpán zátkou, kterou můžou být kamínky, lístečky rostlin anebo bahno (Strickler, Scott & Fischer, 1996). Druh *Osmia lignaria propinqua* uzavírá hnízdo silnou zátkou tvořenou bahnem. Nedokončené hnízdo tuto ucpávku nemá.

Samice může hnízdo opustit z různých důvodů, jakými jsou: úmrtí samice, dezorientace (čili nemožnost rozpoznat vlastní hnízdo), parazitismus atd. Do opuštěného hnízda se může po pár dnech nastěhovat jiná samice (Tepedino & Torchio, 1994). Hnízdo tedy může mít více majitelů nejen důsledkem uzurpace.

uzurpované hnízdo – Uzurpované hnízdo je násilně či nenásilně zabavené fungující hnízdo, vybudované jinou samicí. Samice, která se zmocní hnízda, může čas a energii, kterou by musela vynaložit na stavění hnízda, vložit do své reprodukce. Uzurpace patří mezi vnitrodruhový parazitismus. V literatuře se s uzurpací příliš často nesečkáme, poněvadž většina badatelů s výměnou majitelky nepočítala, a tudíž jednotlivé samice neznačila (např.: Strohm et al., 2002).

Změna majitelky byla označována jako **uzurpace**, pokud původní majitelka kompletovala hnízdo v předchozích 24 hodinách před aktivitou cizí samice v hnízdě. Výdaje v boji jsou větší pro majitelku hnízda než pro uzurpátora. Zisk z vítězství je pro majitelku i pro uzurpátora stejný (Tepedino & Torchio, 1994).

3.4.5. Proč dochází k uzurpací?

3.4.5.1. Omezené místo na hnízdění

Týká se to především včel hnízdících v dutinách stromů a v dutých stoncích rostlin. Čím méně bude volných míst (dutin) na hnízdění, tím častěji bude docházet k uzurpacím (Tepedino & Torchio, 1994).

Uzurpace ale nesouvisí pouze s nedostatkem prázdných míst na hnízdění, ale také s nedostatkem preferenčních míst (Fabre, 1914).

3.4.5.2. Ztráta vlastního hnízda

Samice, která ztratí hnízdo z důvodu uzurpace, či vlivem klimatických podmínek, se velmi často pokouší nové hnízdo získat právě uzurpací. Tímto způsobem může dojít ke kaskádě za sebou jdoucích uzurpací. To bylo pozorováno u včel z podčeledi Megachilinae a Xylocopinae (Field, 1992).

3.4.5.3. Stáří jedinců – nedostatek času a energie

Při nedostatku času a energie je hnízdní uzurpace preferována, neboť ta může zvýšit úspěšnost potomků (Brockmann, 1993). Frekvence uzurpací během sezóny roste. Makino (1989b) demonstruje, že se zakladatelka *Polistes riparius* na začátku sezóny může později změnit v uzurpátora.

Pokusy o uzurpací hnízd se zvyšují u starých jedinců na konci sezóny, když není dostatek času a energie na budování hnízda nového (Malyshev, 1938).

Musíme však uvést případ, při kterém uzurpace v průběhu sezóny klesá. Týká se to druhů primitivně sociálních, které mají na začátku cyklu fázi samotářskou (např.: *Lassiglossum malachurum*) (Ivanov, 2006). Na konci samotářské fáze, v době před vylíhnutím prvních samic, je nejvýhodnější uzurpovat, neboť uzurpátor získává kromě připraveného hnízda také dělnice.

3.4.6. *Následně po uzurpací*

Majitelka hnízda

Majitelka se buď vzdá bez boje, nebo o hnízdo bojuje a snaží se vetřelce vytáhnout z hnízda. Pokud vetřelec sedí ve vchodu do hnízda, je velice obtížné až téměř nemožné dostat se do hnízda a boj je již předem prohraný.

Po několika neúspěšných pokusech se majitelka svého hnízda vzdá a začne hledat hnízdo nové, či z hnízdiště zmizí. Po ztrátě vlastního hnízda se často majitelka uchýlí k uzurpací jiných hnízd (Doležalová, 2009).

Uzurpátor hnízda

Poté, co se majitelka hnízda vzdá, začne uzurpátor v hnízdě aktivovat (Kim, 1997).

Nová majitelka buď používá hnízdo bez **modifikací**, nebo provádí tzv. **hnízdni destrukci** (Vinson & Frankie, 2000). Discarding neboli *hnízdni destrukce* je odstranění původního vajíčka i zásob. Samice využije prostor a připravenou buňku, kterou opět plně zásobí a naklade do ní vajíčko. To popisuje Fabre (1914) u druhu *Osmia tricornis*. Discarding byl také pozorován u druhu *Heriades carinata* hnízdícího v dutých stoncích rostlin (Matthews, 1965).

3.4.7. *Obrana proti uzurpací*

hnízdni zátka – Po zásobení buňky a naklazení vajíčka, nastává fáze zapečetění buňky. To se děje pomocí tzv. hnízdni zátky, která je konkávní, 2-5 mm silná. Vnější povrch je hladký se slabou vrstvičkou nažloutlého olejového materiálu. Tento materiál je hydrofóbní, odolný vůči patogenům i proti parazitům a uzurpacím. Hladký povrch s olejovou vrstvou je velmi těžké prokousnout. Hnízdni zátka vznikla důsledkem uzurpací a je velmi důležitou ochranou kompletních hnízd (Vinson & Frankie, 2000).

Pokus o parazitaci: C. bicornuta se snaží dostat do uzavřené buňky C. analis. Povrch uzavřené buňky (zátka) je však velmi hladký a mandibuly po tomto povrchu kloužou. Asi po minutě neúspěšného pokusu se včela útoku vzdá a odletí pryč.

zahrabávání hnízda před odletem – Samice rodu *Andrena* si před odletem z hnízda zahrabávají hnízdni vchod pískem. Zahrabaný vchod znesnadňuje vniknutí do hnízda cizí samici.

vyšší frekvence letu – I vyšší frekvenci letu můžeme považovat za obranu proti uzurpacím. Čas, během kterého se majitelka nachází mimo hnízdo je kratší, tudíž vetřelec má menší příležitost uzurpovat v době její nepřítomnosti. Výrazné je toto chování u druhu *Colletes cunicularius* (Bischoff et al., 2003).

3.4.8. Metody výzkumu uzurpací

Značení a pozorování samic

Pro zachycení chování konkrétní včely se každá samice označí jedinečnou barevnou kombinací na hrudi (Tepedino & Torchio, 1994).

Hnízdní pitva

Při hnízdní pitvě *C. bicornuta* bylo pozorováno, že hnízdní materiál je složen z různých zdrojů (náhlý zlom - změna stavebního materiálu). Změna stavebního materiálu může být způsobena změnou výběru materiálu. Zdá se však více pravděpodobné, že změna materiálu je způsobená výměnou samic. Může to tedy znamenat i uzurpaci (Vinson & Frankie, 2000).

3.5. Hnízdění a výběr hnízdiště

3.5.1. Výběr hnízdiště

Pro hnízdění využívají včely nejrůznější substrát, většina jich hnízdí v zemi. Samice vyhloubí tunel a na jeho konci postaví buňky. V buňce probíhá vývoj jedince. Buňka je od okolního prostředí izolována, a tak dokonale chráněna proti patogenům. Tvar, velikost a počet buněk v hnízdě se výrazně liší mezi druhy (Roubik, 1989). Velikost buňky je přímo úměrná velikosti dospělého jedince daného druhu. Hrabavé hnízdění je charakteristické pro včely z čeledí Andrenidae, Halictidae, Mellitidae a Stenotritidae.

Hnízdění nad zemí se rozumí hnízdění v různých dutinách (např.: *Ceratina* ve stéblech, rod *Xylocopa* v kmeni stromu). Dutinové hnízdění převládá pouze mezi Megachilidae, Apidae (*Xylocopinae*) a Colletidae (*Hylaeinae*) (Cane, 1991).

Většinou konstruují více než jedno hnízdo za život (Michener & Rettenmeyer, 1956) a to často z důvodu ztráty způsobené počasím či uzurpací hnízda (Wuellner, 1999). Může to však být i životní strategií. Pro šetření energie a času, který by musely vynaložit na hledání nového hnízdiště a stavění hnízda, obnovují stará hnízda (Bischoff, 2003). Hnízdiště si vybírají dle mnoha kritérií, jako je teplota substrátu, hojnost a blízkost zdrojů, prosluněnost území, rostlinný porost a přítomnost jiných hnízd (Potts & Willmer, 1997).

3.5.2. Hnízdění v dutinách

Dutina ve stromu může být způsobena různými ekologickými faktory, jako jsou: vítr, srážky, aktivita obratlovců, bezobratlých, hub či bakterií (Morato & Martines, 2006). Některé druhy rodu *Osmia* hnízdí v prázdných ulitách.

Velikost dutiny má vliv na počet buněk konstruovaných samicí. Dutiny v živém stromě jsou preferovány pro hnízdění před dutinami ve stromu mrtvém, to může být částečně vysvětlením mikroklimatu uvnitř dutiny (Morato & Martins, 2006). Živé stromy kontrolují a tlumí teplotní rozdíly v dutinách efektivněji. Údržba vhodného mikroklimatu v dutinách je důležitá pro vývoj potomků (Frankie et al., 1988).

Pouze eusociální vosy a včely jsou schopné uplatňovat termoregulaci v jejich hnízdě. Samotářské Aculeata preferují hnízda v izolovaných dutinách, nebo se stálými klimatickými variacemi ve vnějším životním prostředí (Michener, 1974).

Faktory ovlivňující hnízdní úspěšnost samotářských Aculeatních druhů hnízdících v dutinách:

- dostupnost vhodných dutin (druhy hnízdící ve dřevě nejsou schopné vyvrtat hnízdo a spoléhají se většinou na brouky vrtající ve dřevě (Borror et al., 1992))
- velikost samice
- vzdálenost mezi hnízdištěm a zdrojem potravy
- dostupnost hnízdního materiálu

3.5.3. Teplota substrátu

Včely si vybírají substrát na hnízdění podle různých kritérií, z nichž teplota hraje důležitou roli. Při výběru hnízdiště často zjišťují teplotu substrátu tak, že usedají na povrch a tím „ochutnávají“ teplotu (Potts & Willmer, 1997). Na teplotu substrátu působí řada dalších faktorů, které nyní krátce popíšu.

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

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

3.5.4. Tvrđost substrátu

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

3.5.5. Rostlinný porost

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

3.5.6. Blízkořt a hojnosť zdrojů

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

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

3.5.7. Přítomnost jiných hnízd

Počet hnízd na daném území je zajisté další limitující faktor, poněvadž zdroje nejsou nevyčerpatelné. Při neustálém zvyšování počtu hnízd začnou po určité době zdroje docházet a nastává konkurence mezi jedinci. Tomu se snaží včely předcházet při výběru hnízdiště.

3.6. Agregace

Samotářské včely se často seskupují v agregacích, což znamená, že na jednom území hnízdí větší počet samic (Cane, 1991), ale každá samice buduje vlastní hnízdo (Michener, 1974). Hnízdění v agregacích můžeme považovat za mezistupeň mezi samotářským a společenským způsobem života. Agregace hnízd vzniká díky nenáhodnému rozmístění vhodných podmínek pro hnízdění, jako jsou např. dostupnost zdrojů, vhodný substrát pro hnízdění apod.

U druhu *Halictus rubicundus* patřila mezi nejdůležitější faktory pro výběr hnízdiště kvalita půdy a jižní orientace hnízdiště (Potts & Willmer, 1997).

Nomia melanderi může dle Stephen (1960) hnízdit v husté agregaci (až 10 000 jedinců) v zemi, která obsahuje méně než 8% jílu a má pomalé povrchní vsakování. Husté agregace jsou mimo jiné způsobeny výběrem místa se specifickým povrchem nebo půdními vlastnostmi (Cane, 1991).

Hnízdění na místě vylíhnutí se říká filopatrie. Díky filopatrii, což znamená věrnost místu vylíhnutí, může agregace přetrvávat mnoho let (Batra, 1978).

Skupiny mohou být více atraktivní pro přirozené nepřátele než solitérní jedinci. S rostoucí hustotou agregace se zvyšuje koncentrace nepřátel, avšak pravděpodobnost napadení konkrétního hnízda, s rostoucí hustotou agregace, klesá. Čili hnízdění v agregaci by se dalo považovat za obranu proti nepřítelům (Wcislo et al., 1985).

Eickwort (1975) popisuje, že počet vnitrodruhových uzurpací s rostoucí hustotou populace stoupá.

Nevýhodou gregariozního hnízdění může být nedostatek zdrojů. Nastává kompetice o limitující zdroje a o zdroje v blízkosti hnízdiště (Wcislo et al., 1985).

Rozpoznávání agregací

Pravděpodobně vůně (feromony) ze včel či z vyhrabané půdy stávajících hnízd slouží jako atraktant hledání děr a hrabání. Samice rodu *Amegilla* byla dokonce atrahována vykopanou půdou ze vzdálené hnízdní agregace (Batra, 1978).

Interakce mezi samicemi

Samice žijící v agregaci mezi sebou interagují. Nacházíme zde chování komunální (cooperative) i parazitické (uzurpation) (Wcislo et al., 1985). Parazitické interakce můžeme interpretovat jako pokus o uzurpaci, ale jen málokterý pokus končí úspěšně (Vinson & Frankie, 2000).

3.7. Zásobovací lety

3.7.1. Letová aktivita

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

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

První ranní let závisí na teplotě a termoregulaci jedince (Stone, 1994). Větší jedinci mají lepší termoregulaci, a proto mohou vylétnout dříve. Naznačuje nám to také pozorování dvou druhů včel – *Andrena vaga* a *Colletes cunicularius*. Jsou to samotářské včely žijící často v agregacích, jsou oligolektické, oba druhy jsou specializované na vrby (*Salix*). *Colletes* je větší včela s ochlupenou hrudí. Díky lepší termoregulaci vylétá brzy a může létat později do odpoledne. *Andrena vaga* vyletuje později a končí s výlety dříve, avšak při jednom výletu dokáže unést až dvojnásobek váhy pylu než *Colletes*. K nošení pylu má totiž aparaturu krom nohou i na hrudi. K zásobování jedné buňky musí *Colletes* nasbírat sedm pylových nákladů, včelám rodu *Andrena* stačí pouze čtyři.

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

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

3.7.2. Sběrání pylu a nektaru

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

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

Ústní ústrojí může být prodloužené či zkrácené podle toho, zda získávají nektar z květu trubkovitého či mělkého. I mezi "Short-tongued bees" se tedy vyskytují včely s prodlouženým jazýčkem (Laroca et al., 1989). Váha pylu sbíraného v průběhu dne se nemění, zatímco váha nektaru se odpoledne zvyšuje (Giovanetti & Lasso, 2005), poněvadž se během dne zvyšuje koncentrace cukru v nektaru (Roubik & Buchmann, 1984). V horších podmínkách počasí jsou pouze větší samice schopné zásobovat buňky pylem, malé samice sbírají pouze nektar (Stone, 1995).

3.7.3. Sběrání rostlinných olejů

Včely, které sbírají rostlinné oleje, mají často nápadné kartáče a hřebeny na tarsech zadních nohou a někdy také na zadečkovém sternu. Některé mají nápadně prodloužené přední nohy

přizpůsobené ke sbírání olejů (Wcislo & Cane, 1996). Oleje mohou být sbírány k vymazávání buněk, jak je tomu u rodu *Macropis*, nebo jsou společně s pylem a nektarem přidávány do buněk jako výživa pro budoucího potomka (Buchmann, 1987). Oleje jsou kaloricky bohaté a pravděpodobně méně náchylné na bakterie a houby než nektar (Wcislo & Cane, 1996).

Mezi včelami ze skupiny “Short-tongued bees“ existují jen dva rody olejových specialistů a to *Rediviva* a *Macropis* z čeledi Melittidae (Steiner & Whitehead, 1991). Včely rodu *Macropis* jsou specialisté na rostliny rodu *Lysimachia*. Z těchto rostlin sbírají pyl a olej, avšak nektar sbírají z jiných rostlin (např.: rod *Geranium*, *Rubus*, *Lythrum*), poněvadž *Lysimachia* nektar nesekretuje (Celary, 2004).

3.7.4. Výběr hostitelské rostliny

Podle výběru hostitelské rostliny rozdělujeme včely na generalisty a specialisty. Specialisté si vybírají užší spektrum zdrojů: málo druhů či jeden rostlinný druh. Výběr hostitelské rostliny je dědičný a rozpoznání této rostliny může být buď vrozené, nebo naučené z vůně, ve které se daný jedinec narodil (Linsley, 1978). Generalisté využívají více druhů rostlin. Nesbírají však pyl z jakékoliv dostupné rostliny. Jejich preferenční zdroj je geneticky daný. Generalisty dělíme podle šíře specializace na druhy polylektické a oligolektické. Oligolektické druhy jsou oproti druhům polylektickým relativně úzce specializované, jsou vázány na nízký počet rostlinných druhů (Přidal, 2005).

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

Efektivnost opatřování nektaru závisí hlavně na množství a kalorické hodnotě nasávaného nektaru, průměrném času stráveném na jedné rostlině, trvání letu a na vzdálenosti mezi po sobě jdoucími návštěvami a mezi hnízdem a kvetoucím místem (Harder et al., 2001). Včely, které nachází velké množství zdrojů při výletech pro zásoby, létají na krátké vzdálenosti a mezi jednotlivými návštěvami rostlin mění směr. Na místech s nedostatečným množstvím zdrojů létají delší vzdálenost jedním směrem (Pyke, 1982, Keasar et al., 1996). Při krátkém handling time (zpracovávací čas) a krátkých vzdálenostech je energetický výtěžek maximalizován (Kadmon & Shmida, 1992).

3.7.5. Vzdálenost letů

Během letové sezóny vyletují včely na bližší či vzdálenější místa pro pyl a nektar. Vzdálenost letu je dána výskytem rostlin, z nichž zmíněné složky sbírají. Maximální vzdálenost hnízda od potravních zdrojů byla naměřena 150 až 600 m. Do hnízda se včely vracejí zpět pomocí „celestial orientation“ (=orientace pomocí oblohy) či pomocí „landmarků“, což jsou různé objekty (např. kameny, spadané listy, vegetace apod.), které slouží k zapamatování si cesty zpět ke hnízdu. Včely tedy mají vizuální paměť a schopnost učit se (Gathmann & Tscharrntke, 2002). Vzdálenost výletů se zvyšuje se vzrůstající velikostí těla (Greenleaf et al., 2007). *Macropis* staví hnízda vzdálená 1-15 m od kvetoucích rostlin rodu *Lysimachia*, ze kterých sbírají pyl a olej. Vzdálenost letu od místa hnízdiště ke kvetoucím rostlinám nepřevyšuje 25 m (Celary, 2004).

3.7.6. Trvání zásobovacích letů

Délka trvání zásobovacích letů závisí především na sklízecích schopnostech včel a hojnosti a diverzitě rostlin v okolí, tedy dostupnosti zdrojů (Neff, 2008). Pokud je málo dostupných zdrojů, včelám trvá déle, než získají pyl. Velikost těla souvisí s maximálním možným nákladem, a tudíž čím jsou včely menší, tím jsou jejich výlety kratší (Gathmann & Tscharrntke, 2002). Některým druhům stačí pouze dvě minuty a méně na výlet pro pyl (např. *Lasioglossum lusorium*, *Ptilothrix plumata*; Bohart & Youssef, 1976; Schlindwein & Martins, 2000). Jiným zas trvá více než hodinu, než se vrátí (někt. druhy rodu *Andrena*, Gebhardt & Röhr, 1987), či dokonce jsou pryč z hnízda kolem dvou hodin (*Eulaema meriana*, Cameron & Ramirez, 2001). Průměrné trvání letu pro zásoby u druhu *Osmia rufa* bylo naměřeno 13 min (Strohm et al., 2002). Dřívější studie popisují délku trvání tohoto letu na 10 min (Raw, 1972).

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

3.7.7. Počet buněk za den

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

Vysoká průměrná rychlost dokončení buněk za den (více než 2b /den) není mezi samotářskými včelami běžná a velmi vysoká rychlost (více než 3b /den) se u samotářských včel vyskytuje jen zřídka (Neff, 2008). Většina včel obstará jednu buňku za den, či ještě méně (Giovanetti & Lasso, 2005), třeba některé druhy z čeledi Andrenidae, např. *Andrena barbilabris*, *A. rudbeckiae*, *Calliopsis pugionis* (Witt, 1992; Neff & Simpson, 1997). Nejvyšší průměrná rychlost reprodukce druhů z této čeledi (Andrenidae) jsou čtyři buňky za den, např. *Calliopsis persimilis*, avšak maximální rychlost zjištěná u tohoto druhu je šest buněk za den (Danforth, 1990).

3.7.8. Počet zásobovacích letů potřebných na jednu buňku

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

Sexuální dimorfismus hraje zajisté důležitou roli v počtu letů na buňku. Samci jsou většinou menší, a proto i potřebné množství zásob pro potomka samčího pohlaví je nižší a tudíž je nižší i počet výletů na buňku (Neff, 2008). Jako příklad můžeme uvést druhy *Amegilla dawsoni*, *Hesperapis spp.* a *Calliopsis pugionis*, jejichž samice jsou dvakrát větší než samci a počet výletů na buňku je 4 a 3 pro *Calliopsis*, 3 a 2 pro *Hesperapis* (Alcock, 1999; Visscher & Danforth, 1993; Neff, 2008). Na zásobení jedné buňky potřebuje *Osmia rufa* 19,3 zásobovacích letů podle Raw (1972), či 17,7 letů podle Strohm et al. (2002).

3.7.9. Zdroje potřebné na jednu buňku

Množství zdrojů požadovaných na jednoho potomka, tedy množství zdrojů na jednu buňku, je závislé na řadě faktorů. Tyto zásoby, které zaopatřují potomka, jsou složeny hlavně z pylu, který je mixován s nektarem v různém poměru (Neff, 2008). V některých případech může obsahovat i rostlinné oleje (Vinson & Frankien, 1999) či látky ze samičích žláz (Norden et al., 1980). Výživová hodnota pylu se liší u jednotlivých druhů rostlin a má na ni vliv mnoho faktorů. Obsah pylového proteinu je považován za jeden z nich. Jeho obsah v pylu se pohybuje

v rozmezí 12 až 61% (Roulston & Cane, 2000). *Calliopsis persimilis* (And.) sbírá pyl z rostlinné čeledi Asteraceae, který obsahuje 45,5% pylového proteinu. *Perdita difficilis* (And.) sbírá pyl z čeledi Fabaceae (Prosopis), který ho obsahuje 39%. Čím více obsahuje pyl pylového proteinu, tím méně stačí pylových částic na opatření potomka (Neff, 2008).

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

3.7.10. Transport pylu – transportní kapacita

Pyl, který samice na květech nasbírají, mohou přenášet třemi způsoby. Jednak pyl nosí zevně a to na nohou (nohosběrné), nebo na břicho (břichosběrné), anebo vnitřně ve volátku spolu s nektarem (Thorp, 2000).

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

Některé včely nosí pyl suchý, jiné pyl míchají s nektarem či s rostlinnými oleji. Transportní kapacita, tedy množství částic opatřovaných za jeden let, se liší u jednotlivých druhů včel.

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

Informace ke kapitole “Zásobovací lety“ převzaty z bakalářské práce – (Žáková, 2008)

4. Materiál a metodika

4.1. Výběr druhů

Druhy určené k pozorování byly zvoleny na základě několika kritérií. Do diplomové práce byly vybrány solitérní druhy včel nacházejících se na území ČR. Pro snadnější pozorování byla dána přednost druhům, které hnízdí v agregacích.

Z pěti čeledí (Andrenidae, Colletidae, Megachilidae, Apidae a Mellitidae) jsme vybrali tyto druhy: *Colletes cunicularius*, *Osmia rufa*, *Osmia bicolor*, *Rophites quinquespinosus*, *Macropis fulvipes* a *Andrena vaga*.

Druh *Anthophora plumipes* studovala Klára Doležalová, jejíž výsledky jsem mohla pro tuto práci využít. Na terénním pozorování druhu *Andrena vaga* jsem se částečně podílela s Kateřinou Rezkovou, která mi své statisticky vyhodnocené výsledky poskytla.

4.2. Hnízdiště

Předpokladem pro výzkum včel je nalezení přiměřené agregace hnízd. Pro nalezení hnízdiště daného druhu je důležité znát preferenci oblastí, které osidluje. V jakém substrátu hnízdí – pokud v zemi, tak jaké půdě dává přednost apod.

Osmia rufa, hnízdící v dutinách, byla pozorována v Praze na Černém Mostě. Hnízdila v dírách v odhlučňovací zdi. Sledování tohoto druhu včel probíhalo v červnu 2010 (8. 6. - 24. 6.).

O. bicolor, která staví hnízdo v opuštěných ulitách plžů, hnízdila ve velkém množství na stráních v Prokopském údolí. Pozorována byla v dubnu a květnu v roce 2009.

R. quinquespinosus byl studován v Miškovcích u Prahy na přelomu července a srpna v roce 2010.

Hnízdiště druhu *Colletes cunicularius* se nachází poblíž Čelákovic v zahrádkářské oblasti. Studie na tomto druhu probíhaly v dubnu 2010.

Lokalita hnízdiště *Anthophora plumipes* se nachází v centru hl. m. Prahy (Vaníčková 7, Praha 6) v areálu kolejí Strahov. Na tomto místě byla studována v sezónách 2008 a 2009 (Doležalová, 2009).

Etologický výzkum druhu *Andrena vaga* probíhal v letech 2007 a 2008 od konce března do začátku května na lokalitě sv. Václav 3 km SV od Čelákovic (Rezková, 2009). Zde je hojně hnízdiště druhu *Andrena vaga*.

Druh *Macropis fulvipes* byl studován na přelomu června a července v roce 2008 a 2009, v Klánovickém lese, kde je jeho výskyt hojný. Byly označeny stovky včel na *Lysimachiích*, bohužel se nepodařilo najít větší počet jejich hnízd. Na nalezeném hnízdišti se vyskytovalo pouze několik málo hnízd.

4.3. Odchyt a značení včel

K odchycení včel slouží entomologická síťka. Po odchytu je včela vyjmuta v ochranných rukavicích, které používáme proti bodnutí. Včelu držíme v levé ruce pomocí palce a ukazováčku. Na ukazováčku je posazená a palcem ji přidržujeme za nohy, aby neuletěla. Pravou ruku máme volnou k jejímu barevnému označení.

Pro studii biologie a etologie hmyzu je její nutnou součástí značení. Značící materiál by měl být trvanlivý, rychle schnoucí na vzduchu, viditelný, lehce použitelný a nesmí být toxický. Neměl by ovlivňovat chování, růst a reprodukci značených jedinců (Hagler & Wineriter, 1981).

V naší studii jsme používali speciální fixy značky uniPAINT (krycí barvy na bázi acetonu). Výhodou této fixy je okamžité zasychání na vzduchu a barevná stálost.

Odchycená samice byla označena jedinečným barevným kódem díky trojkombinaci barev. Dvě barevné značky byly umístěny na dorzální straně hrudi a jedna na zadečku. Každé barvě jsme přidělili jednopísmennou zkratku: bílá (B), žlutá (L), červená (C), zelená (Z), modrá (M) a stříbrná (S). Díky trojkombinaci barev jsme dosáhli velkého množství variant. Každá sledovaná včela byla popsána – barevným kódem, datem označení a aktuálním hnízdem.

4.4. Značení hnízd

Hnízda v zemi se značila špejlí s číslem a barevnou kombinací shodnou s majitelkou hnízda. Číslo bylo konstantní, pouze barevná kombinace se při výměně majitelky měnila. Po založení nového hnízda se původní hnízdo označilo jako opuštěné a nové bylo označeno opět dle majitelky hnízda. Pokud se v hnízdě vystřídal více majitelů, mělo toto hnízdo také více barevných špejlí (tedy barevné kódy jednotlivých samic). Barevnou značkou se vždy označila špejle, která již nebyla aktuální.

Každé hnízdo bylo popsáno číslem, barvou a datem obarvení. Barva a datum obarvení se mohly v průběhu sezóny měnit. Číslo hnízda zůstávalo neměnné.

Hnízda na daném území byla překreslena do mapky. Přemístění samic z jednoho hnízda do druhého bylo znázorněno šipkami.

Hnízda druhu *Osmia rufa*, hnízdící v dírách v odhlučňovací zdi, byla barevně značena přímo na zed' vedle hnízda.

4.5. Etologická pozorování

Během terénního pozorování se zaznamenával trojpísmenný kód pozorované včely, čas a její aktivita. Veškeré pozorované prvky chování byly zapisovány. Díky značení jednotlivých včel a jejich hnízd, jsme získali přehled o chování konkrétní včely, která se na hnízdišti nacházela a o změně majitelky hnízda.

Lokalita s hnízdní agregací *Colletes cunicularius* byla navštěvována v těchto dnech: 30. 3. , 1. 4. , 2. 4. , 6. – 8. 4. , 16. – 20. 4. , 22. – 27. 4. 2010, hnízdiště *Osmia rufa* ve dnech: 8. – 10. 6. , 12. 6. , 15. – 17. 6. , 22. – 24. 6. 2010.

Etogram

Chování vybraných samotářských včel má cyklický charakter. Včely hnízdící v zemi nosí ze svých letů pyl či nektar (příp. rostl. olej), zatímco včely hnízdící v dutinách nosí navíc stavební materiál.

Prvky chování můžeme rozdělit dvěma způsoby (Rezková, 2009).

1) Rozdělení aktivit podle délky trvání:

a) *Jednorázové* – přilet (P_(n), P_p, P_m), odlet (T), vstup do hnízda (D), zapamatování polohy hnízda (I).

U těchto aktivit se čas pozorování rovná času, ve kterém daný jev skutečně nastal.

b) *Dlouhodobé* – hrabání (H), uzavírání (U), zahrabávání (Z), hledání (Lh), sezení v hnízdě (SH), čekání/odpočívání (W).

U dlouhodobých aktivit můžeme měřit délku jejich trvání. Konec bývá dobře ohraničen jakoukoliv jednorázovou aktivitou, která následuje.

2) Podle vztahu k fázi cyklu:

a) Chování spojené s přiletem – např. hrabání (H).

b) Chování spojené s odletem – např. zapamatování si polohy hnízda (I).

c) Prvky nezávislé na fázi cyklu, tj. mohou nastat v důsledku podmínek kdykoli během dne – např. sezení v hnízdě (SH) či pokus o kopulaci (M).

P – přilet

Přilet je charakterizován dosednutím včely na podklad či vletnutím přímo do hnízda. Délka trvání jednoho letu (tedy mezi odletem a přiletem) se liší mezi druhy i uvnitř jednoho druhu. Je dána jejich rozdílnou strategií, morfologií a vzdáleností hnízda od zdroje. První přilet do hnízda se liší od přiletů pozdějších, neboť samice si zpočátku polohou hnízda není jistá a často hnízdo hledá. Pozdější přilet bývají rychlejší, neboť přesnou polohu hnízda má již včela naučenou.

Po přiletu se mohou včely zachovat různými způsoby: vlézt do svého či cizího hnízda (D), hnízdo hledat (Lh), odletět pryč (T), usednout na zem a vyhřívat se (B) nebo odpočívat (W).

H – hrabání (při hledání vchodu)

Hrabání po přiletu k hnízdu se vyskytuje u včel, které svůj vchod před odletem zakrývají pískem. Z našich vybraných druhů se tato aktivita týkala pouze druhu *Andrena vaga*. Po přiletu si včela vyhrabává předním párem končetin svůj zakrytý vchod do hnízda. Pokud přiletí bez pylu, používá k odhrnování písku i zadní pár končetin. Hrabání je časově velmi variabilní. Průměrně trvá necelou minutu, může však trvat i několik hodin (Rezková, 2009).

D – vstup do hnízda

Takto je označován okamžik, při němž včela zmizí ve svém hnízdě.

T – odlet

Odlet je závislý na biotických a abiotických faktorech, jakými jsou např.: teplota vzduchu, srážky, povětrnostní podmínky a parazitismus. Při prvním ranním odletu bude převládat odlet ve formě zapamatovacího letu (I), který se bude během dne zkracovat. Pokud si je včela polohou hnízda jistá, je odlet rychlý, bez zapamatovacího letu.

I – zapamatovací let (vtištění si polohy hnízda)

Při odletu včely si někdy můžeme všimnout kroužení ve tvaru osmičky těsně nad hnízdem, s postupně zvětšující se vzdáleností od hnízda, až nakonec včela odletí. Toto kroužení slouží

k zapamatování si polohy hnízda. Setkáme se s ním především při prvním denním odletu a v případě, že včela měla problém s nalezením hnízda při příletu.

O – oprava hnízda

Jestliže včela hnízdí v zemi, oprava hnízda se projevuje opakovaným couváním z hnízda, při kterém hrne přebytečnou hlínu ven pomocí zadních nohou. Oprava hnízd v dutině či v prázdných ulitách spočívá v odstraňování napadaných částech a přebytečného stavebního materiálu jako jsou: lístky, bahno a kamínky. Někdy se může z hnízda ozývat cvakání kusadel – samice hnízdo upravuje nebo ničí buňky vybudované jinou samicí (*O. rufa* – vlastní pozorování).

SH – sezení ve vchodu hnízda

Sezením ve vchodu hnízda, s hlavou a tykadly vystrčenými ven, samice zjišťuje, zda jsou podmínky pro let příznivé. Můžeme se s tím setkat hlavně ráno před odletem a kdykoliv během dne. Pokud jsou podmínky nepříznivé, může samice takto sedět několik hodin, či celý den.

W – odpočívání (z jiného důvodu než slunění)

Odpočívání je prvek chování, který může následovat po náročném letu a zpravidla trvá několik vteřin. *Odpočívání (W)* je velmi podobné prvku chování *Basking (B)*. Lze ho však odlišit za teplých slunečních dnů, kdy zvyšování teploty těla (B) není potřeba (Rezková, 2009).

na cyklu nezávislé prvky chování:

M – kopulace (napadení samci - pokus o páření)

S tímto vzorem chování se setkáváme převážně na začátku sezóny, kdy je početnost samců vysoká. Samci většiny druhů včel jsou proterandričtí, tzn. že se vyvíjejí dříve než samice. Po dokončení vývoje vyčkávají na samice, aby se s nimi mohli spářit. Jejich hlavním úkolem je pářit se s co největším množstvím samic (Stone, 1995). Velmi často dochází k bojům mezi samci o páření se samicí (Schönitzer & Klinksik, 1990).

Samice, která je už jednou spářená, začne shánět a připravovat místo pro hnízdění. Samci se však snaží pářit opakovaně a zdržují tak samice od jejich činností. Tím jim snižují fitness a mohou zvyšovat mortalitu samic fyzickou škodou nebo vyšším rizikem napadení predátory (Rowe et al., 1994).

B – basking (=slunění)

Včely potřebují pro let dosáhnout určité tělní teploty, která souvisí s teplotou vzduchu. Pokud teplota vzduchu není optimální pro let, mohou svoji tělní teplotu zvyšovat sluněním. To můžeme pozorovat kdykoliv během dne. Včela sedí nehybně na zemi na osluněném místě či vyleze na vegetaci. Pro efektivnější zahřívání usedají na předmětech, které více pohlcují teplo (např. kameny, Olberg, 1959). Při slunečném dni potom mohou létat i při nízké teplotě vzduchu (Schönitzer & Klinksik, 1990). Např. *Andrena clarkella* může být aktivní již při teplotě 4°C v případě, že slunce svítí. *A. labiata* potřebuje pro let teplotu vyšší než 18°C (Janvier, 1977).

Lh – popoletování a hledání (floating)

Toto chování nastává tehdy, když samice z nějakého důvodu nemůže najít vlastní hnízdo. Důvodem může být špatná orientace (=dezorientace), či ztráta hnízda způsobená klimatickými jevy, nebo uzurpací. Hledání vlastního hnízda je často spojené s návštěvou cizího hnízda (N). Dezorientovaná samice leze do cizích hnízd a pokouší se najít své hnízdo. Pokud ho do nějaké doby nenalezne, postaví si hnízdo nové či si přivlastní hnízdo cizí.

Samice se orientují nejčastěji vizuálně pomocí „landmarků“, což jsou různé orientační body. Pokud bylo hnízdo označeno poté, co včela odletěla, měla při příletu problém své hnízdo najít, neboť rozmístění předmětů byl narušen. Při dalších příletech již s nalezením hnízda problém neměla, neboť si změnu zapamatovala. Pro nalezení správného vchodu se mohou včely orientovat také olfaktoricky, a to díky specifickému zápachu. Ten vzniká z obsahu buněk, do kterých přidávají látky z Dufourových žláz (Hefetz, 1987).

N – návštěva cizího hnízda

Návštěvou cizího hnízda rozumíme krátkodobé pobytí v hnízdě vytvořeném jinou samicí. Často je toto chování spojené s hledáním svého vlastního hnízda (Lh) a do cizího hnízda vleze „omylem“. Návštěva je však krátká. Po chvíli je včela venku a zkouší hrabat jinde. Návštěva cizího hnízda může být i neúspěšným pokusem o uzurpací.

4.6. Hodnocení výsledků

Pro data, která byla získána etologickým pozorováním, byla vytvořena excelová tabulka s pozorovanými aktivitami včel. Tato tabulka obsahovala veškeré údaje o konkrétní včele – název včely, název hnízda, datum, čas a aktivita. Dále byla vytvořena tabulka s hnízdy, ve které byl uveden název hnízda (tedy majitel hnízda), číslo hnízda a čas označení hnízda.

Data byla následně převedena do systému PostgreSQL a pomocí příkazů v jazyku SQL, které vytvořila Monika Žáková, byla vygenerována. Vygenerované výsledky byly použity při hodnocení dat.

Skupiny dat, které byly z celkových údajů vybrány a zpracovány:

- Základní přehled – počet označených a pozorovaných samic s hnízdem
- Aktivní a žijící včely
- Počet hnízd na jednu samici
- Minimální délka života = čas výskytu na hnízdišti
- Množství aktivních dní v závislosti na délce života
- Délka pobytu v hnízdě (=počet dnů)
- Uzurpace

4.7. Rozdělení uzurpací

Možnosti, co se může stát během uzurpace (dle Rezkové, 2009):

Pokud do hnízda vnikne cizí samice, existuje celá řada možností, co se s návštěvníkem, majitelem a hnízdem může stát:

1) z hlediska hnízd, tedy hnízdo může být:

- a) uzurpované (real usurpation = RU) – uzurpátor aktivity $P_{(p)}$ a SH
- b) ohrožené (in danger = ID) – bydlí zde původní majitel, uzurpátor bez $P_{(p)}$ a SH
- c) opuštěné (abandoned = A) – nebydlí v něm nikdo (žádná aktivita v hnízdě)

2) z hlediska včely, která se vyskytuje u cizího hnízda (tedy aktivita U) může být:

a) uzurpátor = US (uzurper) – aktivita $P_{(p)}$ či SH v uzurpovaném hnízdě

b) návštěvník = VI (visitor) – pouhá jednorázová aktivita u cizího hnízda, bez pozdější aktivity $P_{(p)}$ či SH u cizího hnízda

c) oportunist = OP – využívá prázdné opuštěné hnízdo (hnízdo = A, původní majitel = MO) (tedy nejčastěji situace, pokud je uzurpace zaznamenána až po založení nového hnízda původního majitele)

3) původní majitel po RU (tedy pokud cizí včela v hnízdě byla uzurpátorem – US):

a) opustí hnízdo, ale vrátí se s časovou prodlevou alespoň jeden den RURE (return) – pokud aktivita $P_{(p)}$ či SH původního majitele u původního hnízda

b) přestěhuje se natrvalo (bez návratu) = RUMO (move) – nutnou podmínkou je založení nového hnízda (OH) po U, v němž je pak zjištěna aktivita $P_{(p)}$ či SH

c) zmizí = RUDI (disappear) – žádná aktivita původního majitele po U, v hnízdě aktivita uzurpátora

d) zůstane v hnízdě = RUPE (persist) – pokud po U pokračuje aktivita majitele beze změny (bez časové prodlevy) a majitel má aktivity $P_{(p)}$ či SH, pak se v hnízdě vyskytují alespoň po krátký čas majitel i uzurpátor zároveň

e) bez hnízda = RUNL (nestless) – původní majitel bez aktivity u původního hnízda, ale je živý (v zápise u něj existuje nějaká aktivita), není však známo, zda si založil nové hnízdo

4) původní majitel po ohrožení hnízda (=ID) (tedy pokud cizí včela v hnízdě byla jen návštěvník –VI):

a) zůstane = IDPE (persist) – aktivita majitele u původního hnízda je bez časové prodlevy $P_{(p)}$ či SH

b) přestěhuje se = IDMO (move) – do jednoho dne po ID založení nového hnízda, kde aktivita $P_{(p)}$ či SH, původní hnízdo je prázdné = situace A z pohledu hnízda

c) zmizí = IDDI (disappear) – žádná aktivita původního majitele (ani uzurpátora) – hnízdo=A

d) bez hnízda = IDNL (nestless) – původní majitel bez aktivity u původního hnízda, ale je živý (v zápise u něj existuje nějaká aktivita), není však známo, zda si založil nové hnízdo, hnízdo = A

4.8. Zpracování srovnávací tabulky

Vybráno bylo 80 druhů soliterních i sociálních včel z 5 čeledí, ke kterým bylo známo alespoň několik (co nejvíce) informací, které byly zahrnuty do tabulky (Příloha 2). Čerpalo se z různých ověřených zdrojů, které jsou uvedeny v tabulce (Příloha 1). Tabulka obsahuje 28 charakteristik.

Charakteristiky, které byly porovnávány ve srovnávací tabulce:

čeleď: V souhrnné tabulce se vyskytují včely z pěti následujících čeledí: *Andrenidae*, *Apidae*, *Colletidae*, *Megachilidae*, *Halictidae* a *Mellitidae*. Zastoupení jednotlivých čeledí bylo následující: *Andrenidae* – 36 druhů, *Apidae* – 10, *Colletidae* – 2, *Halictidae* – 8, *Megachilidae* – 20 a *Mellitidae* – 4 druhy.

ektotermní x endotermní: Dělení včel na skupiny ektotermní a č. endotermní podle rychlosti *warm-up*. Pokud je průměrná rychlost *warm-up* vyšší než 7°C za minutu, jsou včely řazeny mezi ektotermny. Při rychlosti nižší jde o č. endotermny (Stone & Willmer, 1989).

soliterní x komunální x eusociální: Rozdělení do tří skupin: soliterní, komunální a eusociální, podle nejvyššího dosaženého stupně sociální organizace dle Michener (2000).

zahrabávání hnízda: Před zásobovacím letem své hnízdo včela zahrabává, či ho nechává odkryté. Zahrabávání hnízda se týká jen několika málo druhů rodu *Andrena*.

nošení oleje: ano, ne. Používání rostlinného oleje jako stavebního materiálu (k vymazávání buněk), či se přidává při zásobování do buňky jako výživová látka pro budoucího potomka.

nošení bahna/ písku/ kamínků: ano, ne. Bahno, písek či kamínky používají některé dutinové druhy včel jako stavební materiál k vycpání děr, či k uzavření již hotové a zásobené buňky.

nošení stébel: ano, ne. Nošení stébel se týká pouze včel, které hnízdí v prázdných ulitách. Stébla slouží k zamaskování celé ulity.

nošení lístků: ano, ne. Útržky listů slouží jako stavební materiál dutinovým včelám. Používají je k ucpání děr, uzavření buňky, či k maskování hnízda.

čerstvá váha (mg): Váha včely v mg u živého zvířete.

suchá váha (mg): Váha po vysušení tělních tekutin v mg.

velikost těla (mm): Délka těla v mm.

substrát hnízda: Substrát, ve kterém včela hnízdí, byl rozčleněn do pěti kategorií a to na hnízda – zemní, dutinová, v ulitách, ve dřevě a v dutých stoncích.

Druhy včel rodu *Andrena* byly generalizovány na zemní podle Giovanetti et al. (2003).

hloubka hnízda (cm): Hloubka hnízda v cm. Týká se pouze včel hnízdících v zemi.

přenos pylu: Způsob přenosu pylového nákladu – (v tabulce jsou pouze včely nosící pylový náklad vně) - na nohou (nohosběrné), či na břicho (břichosběrné).

pyl míchaný x suchý: Pyl přenášený vně nosí včely buď suchý, či míchaný s nektarem nebo rostlinným olejem.

pylový náklad (% hm.): Kolik procent váhy pylového nákladu ze suché váhy včely unese jedinec při jednom letu.

trvání letu (min): Průměrná doba trvání (min) jednoho letu pro pyl.

trvání všech letů (min) / den: Průměrná doba trvání (min) všech letů pro zásoby v jednom dni.

pobyt v hnízdě (min): Délka pobytu v hnízdě (min) mezi zásobovacími lety.

počet letů / den: Počet letů pro pyl za den.

počet letů / buňka: Počet letů pro pyl k zásobení jedné buňky.

počet buněk / hnízdo: Celkový počet buněk v dokončeném hnízdě.

počet buněk / den: Počet postavených a zásobených buněk za jeden den.

výběr rostlin: Dle šíře výběru rostlin rozdělujeme druhy včel do tří skupin – polylektické, oligolektické a na specialisty (viz kap. 3.7.4.). Sociální druhy jsou vždy polylektické, neboť velké množství jedinců a překrývající se generace potřebují širokou škálu v různou dobu kvetoucích rostlin.

max vzdálenost letu (m): Maximální vzdálenost letu pro pyl a nektar od hnízdiště (m).

min (T_e): Minimální teplota vzduchu (T_e), která je potřebná k zahřátí na minimální tělní teplotu.

min (T_{th}): Minimální tělní teplota (T_{th}) potřebná pro letovou aktivitu včel.

max (T_e): Nejvyšší možná okolní teplota vzduchu, při které včely ještě mohou aktivovat.

5. Výsledky

5.1. Základní přehled

Rophites quinquespinosus byl sledován na přelomu července a srpna 2010, poblíž Miškovic u Prahy. Hnízdiště se nacházelo v zarostlém parku na slunném místě. Označeno bylo velké množství včel (95), avšak pozorované samice s hnízdem byly pouze tři. Samice se na hnízdišti pohybovaly chaoticky, takže bylo obtížné cokoliv vysledovat.

Druh *Osmia bicolor*, hnízdící v prázdných ulitách, byl sledován v Praze v Prokopském údolí v dubnu a květnu 2009. Na různá místa byly rozestavěny návnady ulit, ale žádná samice se v nich neuhnázila. Později bylo zjištěno, že s ulitami hýbou a natáčí je podle potřeby, což naše návnady neumožňovaly. Volně v přírodě bylo označeno 75 samic, z toho bylo 25 samic s hnízdem. Všechny pozorované samice již hnízdo uzavíraly (nošení kamínků či lístečků) či nosily stébla na maskování již hotového hnízda. Frekvence letů při nošení stavebního materiálu jsou mnohonásobně vyšší než při nošení pylu. Samice zásobující buňky, tedy nosící pyl a nektar, bohužel byly pozorovány pouze na květech.

Macropis fulvipes byl studován v Klánovickém lese. Dvě sezóny (2008 a 2009) se tyto včely značily a sledovala se jejich etologie, bylo však velmi obtížné vůbec nějaké hnízdo nalézt. Samice byly označeny přímo na jejich hostitelské rostlině, což je *Lysimachia punctata*, *L. vulgaris* a *L. numularia*. V roce 2008 bylo označeno 32 samic, z toho byly sledované 2 zahnížděné samice. V dalším roce bylo označeno 48 samic a 8 hnízd.

Osmia rufa byla sledována v červnu 2010 (8. – 24. 6.) v Praze na Černém Mostě v odhlučňovací zdi. Označeno bylo 72 samic, z toho bylo pozorováno 26 samic s hnízdem. Počet pozorovaných hnízd bylo pouze 19. Z toho vyplývá, že v některých hnízdech se vystřídal více samic.

Colletes cunicularius byl pozorován poblíž Čelákovice v zahrádkářské oblasti v dubnu 2010 (30. 3. – 27. 4.). 210 samic bylo označeno, z toho bylo pozorováno 103 samic a 118 hnízd.

Andrena vaga byla taktéž studována v letech 2007 a 2008. Začátek sezóny počínal již koncem března a trval až do konce dubna, nebo do začátku května. Na výzkumu tohoto druhu jsem se částečně podílela. Hlavním autorem je však Kateřina Rezková.

Z tabulky 1 je patrné, že některé druhy se sledovaly lépe, jiné hůře, ačkoliv byl vždy použit stejný přístup ke sledovaným druhům. Podíváme-li se na poměr pozorovaných a označených samic *C. cunicularius* a *A. vaga* a na straně druhé *M. europaeus* a *R. quinquespinosus*, všimneme si, že poměr pozorovaných samic s hnízdem a označených samic se velmi liší, ačkoliv byl použit stejný přístup ke sledovaným druhům. Proč tomu tak je, bude vysvětleno v diskuzi. Označené samice s hnízdem druhu *O. bicolor* nebyly pozorovány při zásobování buněk.

Dále se budu věnovat pouze některým druhům.

	Délka pozorování	Σ označených samic	Σ pozorovaných samic s hnízdem	Počet pozorovaných hnízd
<i>O. rufa</i>	8. 6. – 24. 6. 2010	72	26	19
<i>C. cunicularius</i>	30. 3. – 27. 4. 2010	210	103	118
<i>A. plumipes</i>	1. 4. – 5. 6. 2007	177	107	120
<i>A. plumipes</i>	3. 4. – 2. 6. 2008	123	83	107
<i>A. vaga</i>	23. 3. – 28. 4. 2007	455	381	500
<i>A. vaga</i>	28. 3. – 10. 5. 2008	283	232	278
<i>M. europaeus</i>	29. 6. – 4. 7. 2008	32	2	2
<i>M. europaeus</i>	29. 6. – 23. 7. 2009	48	8	8
<i>R. quinquespinosus</i>	27. 7. – 5. 8. 2010	95	3	3
<i>O. bicolor</i>	3. 4. – 25. 5. 2009	75	25	25

Tabulka 1: Délka pozorování, počet označených samic, počet pozorovaných samic s hnízdem a počet pozorovaných hnízd u všech sledovaných druhů: *O. rufa*, *C. cunicularius*, *M. europaeus* (2008+2009), *R. quinquespinosus* a *O. bicolor*. Pro srovnání byly do tabulky přidány výsledky *A. vaga* (Rezková, 2009) a *A. plumipes* (Doležalová, 2009).

5.2. Aktivní a žijící včely

Pod pojmem aktivní včely rozumíme ty jedince, ke kterým máme v konkrétní den vedený záznam o jejich aktivitě. Do skupiny žijících včel zahrnujeme jednak včely aktivní a jednak včely, které v daný den pozorovány nebyly, ale v předchozích i pozdějších dnech se na hnízdišti vyskytly.

V tabulce 2 je zahrnut medián, minimální a maximální počet dnů aktivních a žijících včel druhu *Osmia rufa* a *Colletes cunicularius*.

Podle grafu zjišťujeme, že pouze část žijících včel je daný den aktivní, tzn. že jsou minimálně jednou za den viděny.

Počet včel / den	<i>Osmia rufa</i>		<i>Colletes cunicularius</i>	
	aktivní	žijící	aktivní	žijící
Průměr	9,2	11	41,4	58,9
Medián	8	9	45,5	66,5
Min.	2	6	5	5
Max.	17	17	57	85

Tabulka 2: Srovnání aktivních a žijících včel – *Osmia rufa* a *Colletes cunicularius* – průměr, medián, minimální a maximální hodnoty denního počtu.

5.3. Počet hnízd na jednu samici

Do počtu hnízd zahrnujeme všechna hnízda, která byla během pozorování na hnízdišti označena a byla tedy alespoň nějakou dobu aktivní. Každá samice obvykle aktivuje ve více než v jednom hnízdě. Protože nelze podchytit všechna hnízda ke každé samici, jsou výsledky neúplné a můžeme hovořit pouze o počtu jejich hnízd vyskytujících se na hnízdišti.

V roce 2010 bylo označeno 119 hnízd *Colletes cunicularius* a 19 hnízd *Osmia rufa*. Většina včel aktivovala na daném hnízdišti pouze v jednom hnízdě (*Colletes* – 73,8 %, *Osmia* – 80,8 %). Kolem 20 % včel obou druhů obývalo během sledování dvě hnízda a 6 % samic *Colletes cunicularius* dokonce tři.

Počet hnízd	<i>O. rufa</i>		<i>C. cunicularius</i>		<i>A. vaga</i> (2007)		<i>A. vaga</i> (2008)		<i>A. plumipes</i> (2009)		<i>A. plumipes</i> (2010)		průměrná frekvence
1	21	80,8 %	76	73,8 %	283	74,3 %	189	80,6 %	35	36,1 %	107	74,8 %	70,07
2	5	19,2 %	21	20,4 %	79	20,8 %	40	18,1 %	24	24,7 %	26	18,2 %	20,23
3	–	–	6	5,8 %	17	4,4 %	3	1,2 %	15	15,5 %	5	3,5 %	5,06
4	–	–	–	–	2	0,5 %	–	–	13	13,4 %	3	2,1 %	2,67
5	–	–	–	–	–	–	–	–	7	7,2 %	–	–	1,2
6	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2,1 %	2	1,4 %	0,6
7	–	–	–	–	–	–	–	–	1	1%	–	–	0,17
<i>N</i> samic	26		103		381		232		97		143		

Tabulka 3: Počty hnízd jednotlivých včel na hnízdišti – *Osmia rufa* a *Colletes cunicularius*. Pro srovnání byly do tabulky přidány výsledky druhů *Andrena vaga* (2007 a 2008) (Rezková, 2009), *Anthophora plumipes* (2009) (Doležalová, 2009) a *A. plumipes* (2010) (Macháčková, 2011). V posledním sloupci je průměrná frekvence – tedy průměrná hodnota ze všech druhů.

5.4. Minimální délka života = délka výskytu na hnízdišti

Délku života nelze dle našeho pozorování určit, neboť včely se nepohybovaly pouze na našem hnízdišti a navíc do stárí jedinců nezahrnujeme diapauzu. Minimální délku života můžeme charakterizovat jako dobu, kdy byla včela na hnízdišti pozorována.

	Délka života (dny)	
	O. rufa	C. cunicularius
Průměr	6,3	13,3
Medián	4	13
Max.	17	29
Min.	2	2

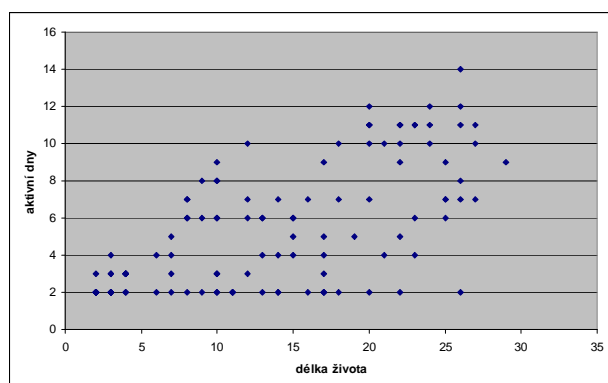
Tabulka 4: Průměr, medián, minimální a maximální hodnoty délky života (počítáno na dny) včel (*C. cunicularius* a *O. rufa*) žijících alespoň dva dny.

5.5. Množství aktivních dní v závislosti na délce života

Jak je to s počtem aktivních dní v závislosti na délce života? Pokud včely žijí déle, musí mít nepoměrně delší čas na odpočinek, čili počet aktivních dní s rostoucí délkou života klesá. Aktivují tedy poměrně méně dnů. Délka života negativně ovlivňuje aktivitu včel. Čím déle jedinec žije, tím méně dní aktivuje.

Můžeme však na tuto věc hledět i z opačného pohledu. Tedy ne z pohledu délky života, ale z pohledu aktivity. Samice, které jsou méně aktivní během svého života, žijí déle.

Níže je vložen graf, který byl vytvořen z nasbíraných dat druhu – *C. cunicularius*. Druh *Osmia rufa* zde z důvodu nedostatku dat zařazen není.



Graf 1: Závislost aktivních dnů k délce života *C. cunicularius*.

5.6. Délka pobytu v hnízdě

Délka pobytu včel v hnízdě je počet dnů, ve kterých byla včela v hnízdě pozorována. V tabulce 5 je zaznamenán medián, průměr, minimální a maximální délka pobytu v hnízdě druhu *Osmia rufa* a *Colletes cunicularius*. *O. rufa* byla v jednom hnízdě pozorována maximálně 17 dnů. Průměrný čas strávený v jednom hnízdě byl 3,8 dnů. *C. cunicularius* měl maximální hodnotu 21 dnů a jeho průměrný počet dnů se vyšplhal na 7,8 dnů.

Protože samice během sezóny neaktivují pouze v jednom hnízdě, byla u druhu *C. cunicularius* sestavena tabulka délky pobytu v hnízdě se závislostí na jeho pořadí. Bylo zjištěno, že v prvním hnízdě aktivoval v průměru 6,7 dne, ve druhém 4,9 a ve třetím 4,4 dne. S rostoucím pořadím se pobyt v hnízdě zkracoval.

	Délka pobytu v hnízdě (dny)			
	Průměr	Medián	Max.	Min.
<i>C. cunicularius</i>	7,8	4	21	1
<i>O. rufa</i>	3,8	3	17	1

Tabulka 5: Průměr, medián, maximální a minimální počet dnů strávených v hnízdě – *C. cunicularius* a *O. rufa*.

Délka pobytu v hnízdě	1. hnízdo	2. hnízdo	3. hnízdo
Medián	5	4	4
Průměr	6,7	4,9	4,4
Max.	21	8	9
Min.	1	1	1
počet včel (N)	76	21	6

Tabulka 6: Medián, průměr, minimální a maximální hodnoty délky pobytu v hnízdě *Colletes cunicularius* se závislostí na pořadí hnízda.

5.7. Uzurpace

5.7.1. Základní informace o uzurpacích

U druhu *Osmia rufa* bylo pozorováno 14 pokusů o uzurpaci, z čehož skutečných uzurpací bylo 5 (35,7 %). U druhu *Colletes cunicularius* bylo zaznamenáno 23 uzurpací, z toho bylo 10 skutečných (43,5 %). Ve třech případech u *Osmia* a v pěti *Colletes* jsme se setkali s neúspěšným pokusem o uzurpaci a ve čtyřech případech u *Osmia* a šesti u *Colletes* s využíváním opuštěných hnízd. Ve dvou případech u obou druhů se nedalo zjistit, zda se jedná o skutečnou uzurpaci, či nikoliv. V případě dvou pozorovaných zahnížděných včel *Macropis fulvipes* (2008), byla pozorována uzurpace jednoho hnízda.

5.7.2. Rozdělení uzurpací

V tabulce 7 je rozdělena uzurpace hnízda z různých hledisek. Jednak z pohledu cizí včely (zda se jedná o uzurpátora, či návštěvníka hnízda), z pohledu majitelky hnízda (jak se po uzurpaci zachová) a z pohledu hnízda, o jaký typ uzurpace jde.

Cizí včela, která do hnízda vstupuje, může být buď uzurpátor (US), nebo návštěvník (VI), či oportunist (OP). Uzurpátor začne v hnízdě normálně aktivovat – nosí pyl apod. Návštěvník vstoupí do hnízda jednorázově, nevyskytuje se u něj v tomto hnízdě aktivita - P(p) či SH. Oportunist využívá prostor opuštěného hnízda.

Hnízdo může být po uzurpaci opuštěné (A), tzn. majitelka se z hnízda odstěhuje a uzurpátor (či návštěvník) zmizí (jeden případ pozorován u *Osmia* a jeden u *Colletes*), či hnízdo dále obývá majitelka hnízda (neúspěšná uzurpace), nebo uzurpátor (úspěšná uzurpace).

Po úspěšné uzurpaci cizí včely, se původní majitelka může zachovat různými vypořádanými způsoby. Majitelka se z hnízda odstěhuje a zmizí (RUDI), či se přestěhuje do jiného hnízda (RUMO), nebo zůstává bez hnízda (RUNL). Dále může nastat situace, ve které samice v hnízdě zůstává spolu s uzurpátorem (RUPE) (1 případ u *Osmia*, 2 u *Colletes*). Po neúspěšné uzurpaci majitelka v hnízdě zůstává (IDPE), či mizí (IDDI).

Typ uzurpace	Majitel	Uzurpátor	<i>O. rufa</i>		<i>C. cunicularius</i>		<i>A. plumipes</i>		<i>A. vaga</i>	
			Počet případů	Procento	Počet případů	Procento	Počet případů	Procento	Počet případů	Procento
		Vix							7	9,1 %
A	IDDI	OP	4	28,6 %	6	26,1 %	10	14 %	24	31,2 %
ID	IDNL	VI	1	7,1 %	1	4,3 %	34	47 %	4	5,2 %
ID	IDPE	VI	2	14,3 %	4	17,4 %	3	4 %	11	14,3 %
RU	RUDI	US	3	21,4 %	2	8,7 %	20	27 %	9	11,7 %
RU	RUMO	US	1	14,3 %	5	21,7 %	2	3 %	15	19,5 %
RU	RUNL	US			1	4,3 %	4	5 %		
RU	RUPE	US	1	7,1 %	2	8,7 %			6	7,8 %
	Nelze zjistit		2	14,3 %	2	8,7 %				
Cellem			14	100 %	23	100 %	72	100 %	77	100 %

Tabulka 07: Rozdělní uzurpací u druhů *C. cunicularius* a *O. rufa* během terénního pozorování (2010). Pro srovnání byly do tabulky přidány výsledky druhů *A. vaga* (2007) a *A. plumipes*.

A: hnízdo po ataku opuštěné, ID: hnízdo ohrožené (neúspěšný pokus o uzurpaci), RU: skutečná uzurpace hnízda, OP: využití opuštěného hnízda (bez uzurpace), VI: návštěvník (pokus o uzurpaci), US: uzurpátor, RUDI: po uzurpaci hnízdo opuštěno, ID/RUNL: po návštěvě cizí včely/uzurpaci původní majitel bez hnízda, ID/RUPE: po návštěvě cizí včely/uzurpaci původní majitel vytrvá v hníždě, RUMO: po uzurpaci se majitel přestěhuje do nového hnízda

5.8. Schéma pořadí aktivit

Jednotlivé vzory chování v etogramu na sebe navazují v charakteristickém pořadí. Některé prvky chování mohou být v zásobovacím cyklu proměnné – tzn. že se mohou a nemusí během cyklu vyskytovat a jejich pořadí není konstantní (viz šipky v obrázku 1, 2). Jiné aktivity být přítomny musí a dávají cyklu určitý řád. Pro každý druh se vztahy mezi aktivitami trochu liší, avšak základní schéma a pořadí klíčových prvků je u všech druhů stejné.

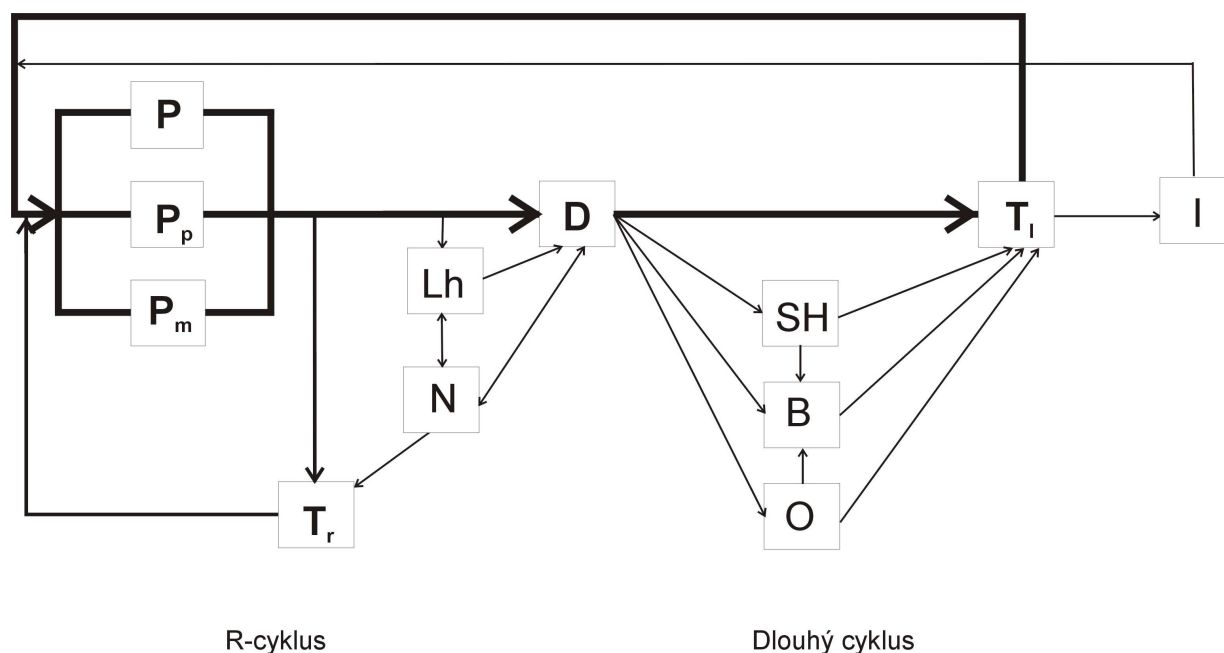
Příletu ($P_{(p,m)}$) vždy předchází odlet (T) (viz obrázky 1, 2). Po příletu může následovat hledání hnízda (Lh), příp. návštěva cizího hnízda (N) a následný odlet (T_r) – tento krátký cyklus se nazývá **R – cyklus** (Rezková, 2009). Samice po příletu nevlze do hnízda (D), ale odletí (T). Mezi příletem a odletem se mohou vyskytovat tyto aktivity: slunění=basking (B), čekání na hnízdišti=waiting (W), hledání hnízda (Lh), návštěva cizího hnízda (N) či hrabání (H). Některé aktivity jsem v obrázcích neuvědla, neboť se vyskytují jen zřídka. S krátkým cyklem se setkáme pouze v případě, že samice z nějakého důvodu nemůže svoje hnízdo najít, či se v jejím hníždě nachází vetřelec, který brání jejímu vstupu do hnízda.

Dlouhý cyklus trvá od příletu do následujícího příletu ($P_{(p,m)}$ – $P_{(p,m)}$). Přílet bývá nejčastěji s pylem P_p . *O. rufa* nosí kromě zásob také stavební materiály P_m , jako jsou útržky listů či bahno. Pokud samice nenese náklad, nebo není zřetelný (může to být i nektar), označujeme tento přílet P.

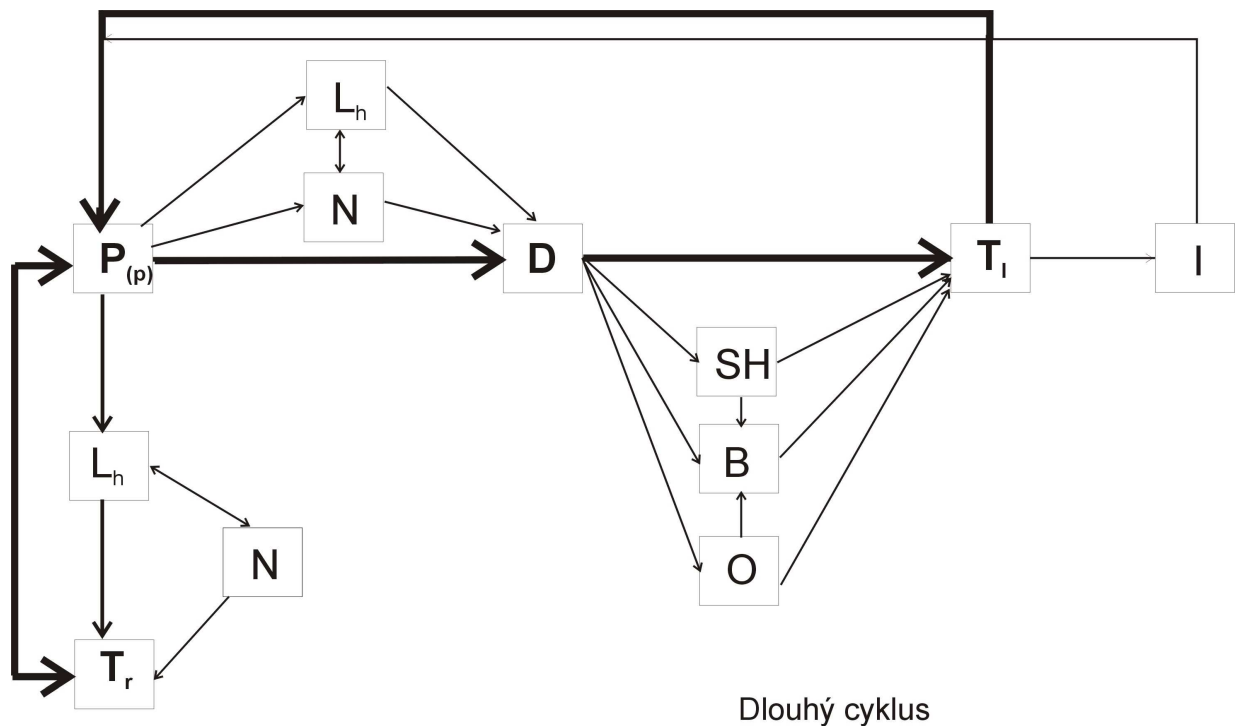
Po přeletu musí následovat vstup do hnízda (D). V hnízdě se může zdržet jen velmi krátce – samice odloží svůj náklad a odlétá (T₁). Samice se však může v hnízdě zdržet déle, a to jen prostým sezením v hnízdě (SH), či opravou hnízda (O). Sezení v hnízdě (SH) můžeme nejčastěji sledovat v době nepříznivého počasí, avšak může to být také vyčkávání na vhodnou příležitost bez parazitů – (“čekání na čistý vzduch”).

Pokud je včela v hnízdě déle a zdá se, že se uvnitř něco děje, nazýváme to *Opravou hnízda (O)*. Pod tento termín tedy spadá více činností, neboť se nedá přesně určit, o jaký vzor chování jde. Může jít o čištění buněk / hnízda, stavění buněk, upravování/kompletace nanošených zásob, kladení vajíček, či o uzavírání buněk.

Po výlezu z hnízda může následovat slunění (*Basking–B*), či včela ihned odlétá (T). Pokud je tento odlet první v daném dni, dochází při odletu k *Zapamatovacímu letu (I)*.



Osmia rufa



R - cyklus

Colletes cunicularius

Obrázky 1 a 2: Schémata posloupnosti jednotlivých aktivit v rámci jednoho cyklu *O. rufa* a *C. cunicularius*. P – přilet bez nákladu (nebo není náklad zřetelný – např. nese nektar), P_p – přilet s pylem, P_m – přilet se stavebním materiálem, T – odlet, D – vstup do hnízda, SH – sezení ve vchodu hnízda, O – oprava hnízda, I – orientační let, B – basking, L_h – hledání hnízda, N – návštěva cizího hnízda. Tučně jsou znázorněné klíčové vzory chování, silné šipky znázorňují nejdůležitější přechody mezi aktivitami.

Dlouhý cyklus: P_(p,m) – D – T_i – P_(p,m). R cyklus (krátký cyklus): P_(p,m) – T_r – P_(p,m).

Délka zásobovacího letu pro pyl

T – P(p) bez P(p), T

Jak už bylo rozebíráno výše, existují obrovské rozdíly v délce trvání zásobovacího letu. Některým včelám trvá tento let pouze pár minut, jiným několik hodin. Závisí to na mnoha faktorech, které se rozebírají v diskuzi. *A. plumipes* má průměrné trvání tohoto letu 18 min, *C. cunicularius* 53 min.

Délka zásobovacího cyklu

P(p) – P(p) s D

Délku zásobovacího cyklu počítáme od přiletu do přiletu s pylem. V tomto intervalu nesmí chybět vstup do vlastního hnízda (D) a odlet (T).

Z tabulek 8, 9 vyplývá, že včelám druhu *Colletes cunicularius* trval tento cyklus průměrně 65 min, zatímco druh *Anthophora plumipes* měla průměrné trvání tohoto cyklu pouze 38 min.

Délka pobytu v hnízdě (min)

D – T bez T, P(p)

Pobyt v hnízdě je interval D (vstup do hnízda) až T (odlet). Časová délka pobytu v hnízdě se mění v průběhu dne. Při zásobovacích cyklech bude délka pobytu v hnízdě jiná než při nošení stavebního materiálu. Rovněž vlivem klimatických faktorů se bude délka pobytu v hnízdě lišit.

C. cunicularius strávil v hnízdě průměrně 7 min, po odstranění odlehlých hodnot. U druhu *A. plumipes* byla průměrná doba pobytu v hnízdě 32 min.

Délka pobytu v hnízdě *A. plumipes* se počítala od přiletu (Pp), nikoliv od vstupu do hnízda (D). Při terenním pozorování se totiž vstup do hnízda (D) nezaznamenával, a to z důvodu rychlosti přiletu a následným rychlým vstupem do hnízda (D). Počítá se tedy s tím, že k P a D došlo v tutéž dobu, čili P=D.

Dvojice aktivit	Medián (min)	Průměr (min)	Min. (min)	Max. (min)
P(p) - P(p)	35	38	0	107
P(p) – T	23	32	0	124
T - P(p)	15	18	1	49

Tab. 8: *A. plumipes*

Dvojice aktivit	Medián (min)	Průměr (min)	Min. (min)	Max. (min)
P(p) - P(p)	64	65	1	140
D - T	6	7	1	21
T - P(p)	52	53	1	126

Tab. 9: *C. cunicularius*

Tabulky 8 a 9: Mediány, průměry, minimální a maximální hodnoty intervalů dvojic aktivit pro druhy *A. plumipes* a *C. cunicularius*

5.10. Srovnávací tabulka

V tabulce (Příloha 2) je uvedeno 80 druhů včel s některými vybranými charakteristikami (popsány v kap. *Materiál a metodika*). Některé charakteristiky byly více studovány a jsou proto lépe probádané, jiné lze studovat jen velmi obtížně, takže data o nich jsou „děravá“. Lépe vyzkoumané charakteristiky byly méně náročné na pozorování i na čas. Týká se to především charakteristik, které lze studovat „pouhým okem“ a není zapotřebí lepšího vybavení ani „know-how“. Jako příklad bych uvedla: substrát hnízda, způsob přenosu pylu, nošení nákladu a zahrabávání hnízda.

Charakteristiky týkající se zásobovacích letů (délka zásobovacího letu, počet letů za den, délka pobytu v hnízdě, počet letů potřebných na buňku) byly naopak velmi těžce sledovatelné, a proto není mnoho vědeckých prací, které by se jimi zabývaly. Touto problematikou se zabývali např. autoři v těchto pracích: Neff & Simpson, 1997; Giovanetti & Lasso, 2005; Schönitzer & Klinskik, 1990. Druhy rodu *Andrena* se ve své studii zabýval Franzén & Larsson (2007), který sesbíral data z předchozích prací jiných autorů např.: Miliczky, 1988; Michener & Rettenmeyer, 1956; Gebhardt & Röhr, 1987; Giovanetti & Lasso, 2005 a další. U některých zkoumaných rodů, u nichž jsou vybrané charakteristiky v dostatečném množství shodné, přiřazujeme tyto vlastnosti celé skupině (např.: přenos pylu u rodu *Andrena*).

6. Diskuse a závěr

Téměř všechny druhy, které byly pozorovány v terénu, hnízdí v zemi. Pouze druhy *O. bicolor* hnízdí v ulitách a *O. rufa* v dutinách. Dutinové druhy, na rozdíl od druhů hnízdících v zemi, nosí stavební materiál pro tvorbu hnízd. Pozorované dutinové druhy rodu *Osmia* přenášely pyl na břicho, což je také odlišovalo od ostatních pozorovaných druhů.

Některé pozorované druhy měly charakteristické prvky chování, které jsou méně obvyklé. Druh *Macropis fulvipes* je charakteristický sbíráním rostlinného oleje. *Andrena vaga* své hnízdo před odletem zahrabává.

Všechny druhy, jejichž chování se mi podařilo podrobněji sledovat, měly zakódován podobný vzorec chování v zásobovacím cyklu (viz níže) a rovněž byl u nich pozorován fenomén uzurpace. Také zjištěný počet hnízd na jednu samici byl velmi podobný.

Nesourodá data

Při sestavování srovnávací tabulky (Příloha 2) byla u některých charakteristik nesourodá data, která šla obtížně porovnávat mezi sebou. Týkalo se to především hmotnosti včely a váhy pylového nákladu.

Mluvíme-li o hmotnosti včely, jedná se o váhu živého zvířete (čerstvá váha), nebo jde o váhu po vysušení tělních tekutin (suchá váha). Suchá váha na rozdíl od váhy čerstvé je mnohem přesnější, neboť z jedince je odstraněna veškerá tekutina. Objem tekutin živého zvířete během dne silně kolísá (včela se napije, či vykálí).

Při stanovování hmotnosti pylového nákladu u včel, které nosí pyl míchaný s nektarem, se objevily v některých pracích nesrovnalosti (např. Klostermeyer et al., 1973; Giovanetti, 2005). Pylový náklad se vážil po odpaření vody, přičemž se zapomínalo na v nektaru obsažený cukr, který po odpaření zůstal v pylu (Neff, 2008).

Teplota

Teplota je jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňující etologii včel. Teplota vzduchu má vliv na první ranní odlet, na počet letů pro zásoby během dne a vůbec na aktivitu včel.

Minimální okolní teplota (dále už jen MTA) je teplota vzduchu potřebná pro zahřátí hrudních svalů na požadovanou tělní teplotu pro let. MTA je dána pro dny, v nichž je pod mrakem. Při slunečných dnech mohou včely létat, i když je MTA nižší, neboť mohou zvyšovat svoji tělní teplotu pomocí slunění (*basking*).

V kap. 3.2.5., kde se zabýváme teplotou, rozdělujeme včely na tzv. částečné endotermy a ektotermy podle toho, zda dokáží aktivně zvyšovat svoji tělní teplotu (warm-up). Po pozorném přečtení článku Stone & Willmer, 1989 zjišťujeme, že všechny včely jsou schopné warm-up. Částeční endotermové (dále jen č. endotermové) se dokážou rychleji zahřát na požadovanou teplotu – rychlost warm-up je tedy vyšší u č. endotermů. Rozdělení na ektotermy a č. endotermy není terminologicky úplně správné. Přesnější je rozlišovat jednotlivé druhy včel podle rychlosti warm-up.

Existuje korelace mezi MTA a rychlosti warm-up. Včely, které aktivují při nižších teplotách, mají většinou vyšší rychlost warm-up.

Warm-up je velmi energeticky náročné, proto je minimalizováno pouze pro některé situace: 1. minimalizování času, během kterého je hmyz nekrytý před predátory a bez schopnosti utéct, 2. zvýšení časových možností, pro které je možný foraging.

U kleptoparazitů je situace odlišná. Lze předpokládat, že kleptoparazitické skupiny budou mít nižší warm-up, poněvadž se nepotřebují rychle zahřát. Svou aktivitu mohou odložit na optimální podmínky pro let. Vkládat energii do warm-up by se jim nevyplatilo.

Uzurpace

Jsou uzurpace náhodnou činností, nebo jde o určitou taktiku? O náhodné činnosti uvažujeme, pokud samice uzurpuje cizí hnízdo v přesvědčení, že je to její vlastní. Může to být způsobené ztrátou hnízda (např.: vlivem počasí) a následnou dezorientací.

Protože jsou uzurpace běžným fenoménem (viz tato práce), uvažujeme spíše o tom, že je to chování záměrné. Získat hotové hnízdo je výhodná strategie, jak ušetřit čas a energii (Zobel & Paxton, 2007) a investovat tuto energii do svých potomků.

U všech podrobněji sledovaných druhů v této diplomové práci byly uzurpace pozorovány. Některé byly agresivní, jiné nenápadné a bylo možné je zaznamenat pouze změnou majitelky hnízda během krátké doby. Proč se majitelka často svého hnízda dobrovolně vzdá a o své hnízdo nebojuje? Jak už bylo výše popsáno, stavba hnízda stojí mnoho energie a času, a proto je zvláštní, že se často setkáváme s případem, kdy dojde k tzv.: „tiché výměně majitelék“. Dá se uvažovat o tom, že agrese majitelky souvisí s investicí, kterou do hnízda vložila (pokud je stavba hnízda v počátečním stádiu, je pravděpodobné, že se samice svého hnízda lehčeji vzdá, než když bude již zásobovat a uzavírat buňky), a některými vnějšími podmínkami. Mezi ně patří např.: nedostatek míst ke hnízdění (Tepedino & Torchio, 1994), nebo tvrdost půdy (Morato & Martines, 2006).

Při obraně hnízda před uzurpací hraje svou roli i velikost těla, která do značné míry souvisí s úspěšností v souboji (Bosch, 2006). Majitelka napadeného hnízda se pravděpodobně vzdá bez boje, je-li uzurpátor větší.

Je zajímavé, že se v literatuře o uzurpacích dočteme velmi málo, a přitom se běžně vyskytují. Většina terénních vědců nejspíš s výskytem uzurpací nepočítala, a proto je ani nezaznamenala.

Vnitrodruhové interakce můžeme považovat za jakýsi předstupeň sociality, či cestu od kleptoparazitismu fakultativního k obligátnímu.

Úspěšnost pozorování

Z tabulky 1 se dá vypočítat velký nepoměr pozorovaných a označených včel u některých druhů. Co mohlo za méně úspěšné pozorování?

Terénní pozorování druhu *Rophites quinquespinosus* bylo neúspěšné, přestože se vyskytovalo na hnízdišti velké množství včel (několik stovek) a bylo použito stejného přístupu jako u druhů jiných. Jedním vysvětlením méně úspěšné práce by mohla být velká citlivost druhu této včely na rušení hnízdní plochy. Na hnízdišti byla napadaná vrstva listů a hnízda pod ní nebyla patrná. Po odstranění listů však nebylo dosaženo lepších výsledků. Mohlo to být zapříčiněno rušením hnízdní plochy, nebo to mohlo částečně souviset s počasím (aktivita pouze za slunečního svitu), či s malým množstvím aktivních dní u daného druhu.

Pozorováním druhu *O. bicolor* byl získán přijatelný poměr označených samic (75) a pozorovaných samic s hnízdem (25). U žádné pozorované samice ale nebyl zaznamenán zásobovací cyklus. Všechny pozorované samice již buňku uzavíraly (nošení kamínků a lístků) a uzavřené hnízdo maskovaly pomocí stébel.

Počet hnízd na jednu samici

V tabulce 3 jsou uvedeny počty hnízd na jednu samici u druhů *C. cunicularius*, *O. rufa*, *A. vaga* a *A. plumipes*. V posledním sloupci je průměrná hodnota všech druhů (očekávaná frekvence). Při porovnání jednotlivých druhů včel s očekávanou frekvencí si lze snadno povšimnout nápadné podobnosti výsledků. Proč jsou výsledná procenta všech druhů (pouze *A. plumipes* v sezóně 2009 se výrazněji liší) tak podobná? Dá se předpokládat, že samice svá hnízda opouští pouze v případě ztráty, neboť investice do jeho stavby je vysoká a zakládat nové hnízdo se nevyplatí. Ztráta hnízda může být způsobena uzurpací nebo vlivem počasí (Wuellner, 1999).

V sezóně 2009 byl počet hnízd obývaných druhem *A. plumipes* výrazně odlišný. Samice hnízdily ze 30 % případů v jednom nebo ve dvou hnízdech a z 15% ve třech či ve čtyřech hnízdech. Tato sezóna byla velmi proměnlivá a počasí bylo spíše deštivé. Právě deštivé počasí, během kterého hnízda byla často zaplavována, mohl být důvod, proč samice zakládaly větší počet hnízd.

Některé druhy staví hnízda jednokomůrková nebo s několika málo buňkami. Během života pak postaví více hnízd (Michener, 2007).

Zásobovací cykly

Vezmeme-li schémata zásobovacích cyklů *O. rufa* a *C. cunicularius* (viz obrázky 1 a 2), lze si povšimnout shodných i odlišných rysů těchto druhů.

Oba zásobovací cykly mají vždy hlavní větev (*Dlouhý cyklus*) s postranní větví (*R-cyklus*).

V *R-cyklu* jsou vždy přítomny vzory chování, jako je přílet (P) a odlet (T). Další časté chování v tomto cyklu je poletování a hledání hnízda (Lh) nebo návštěva cizího hnízda (N). *R-cyklus* je tedy vedlejší větví zásobovacího cyklu a samice při něm nezásobují buňky, ani nevstupují do svého hnízda (D). Lze předpokládat, že nastává pouze tehdy, když „něco nehraje“. Uveďme aspoň některé situace. 1. př.: samice je dezorientovaná – nepamatuje si polohu svého hnízda, nebo 2. př.: samice přiletí ke svému hnízdu a opět odletí, protože se v jejím hnízdě nachází cizí samice.

Hlavní větev zásobovacího cyklu (*Dlouhý cyklus*) musí vždy obsahovat klíčové vzory chování (přílet – P, vstup do hnízda – D, odlet – T a opět přílet – P) se stálým pořadím v cyklu (viz šipky v obrázku 1, 2). Vedlejší vzory chování mohou a nemusí být při zásobovacím cyklu přítomny a jejich pořadí je variabilní. Patří mezi ně: SH (sezení v hnízdě), B/W (slunění/čekání na hnízdišti), O (oprava hnízda), Lh (hledání hnízda) a N (návštěva cizího hnízda). Pouze I (zapamatovací let) má pořadí pevně dané (při odletu) a dochází k němu většinou při prvním denním odletu z hnízda. Při tomto letu si samice vštěpuje polohu svého hnízda.

O. rufa má kromě letů zásobovacích také lety pro hnízdní materiál. Tento cyklus má stejné klíčové prvky (P, D, T, P) jako zásobovací cyklus, pouze při příletu nese jiný náklad. Vedlejší aktivity se objevují jen občas a délka tohoto cyklu trvá výrazně kratší dobu.

Délka zásobovacích cyklů je ovlivňována *délkou zásobovacího letu* (viz níže) a *délkou pobytu v hnízdě*. Délka zásobovacího cyklu se velmi liší mezi druhy i v rámci jednoho druhu.

Délkou pobytu v hnízdě rozumíme čas, který samice tráví uvnitř svého hnízda mezi dvěma lety. Tento čas se velmi liší mezi druhy v závislosti na zpracování pylu uvnitř hnízda. Některé druhy pouze odloží v buňce svůj náklad a letí pro další zásoby, jiné náklad pylu pokaždé upravují a pobyt v hnízdě je proto delší (Schönitzer & Klinksik, 1990).

Nošení oleje

Rostlinný olej používají některé druhy včel k vymazávání buněk – buňky jsou pak dokonale chráněné a voděodolné. Jiné včely olejem nahrazují nektar. Co vede některé druhy včel ke sbírání rostlinného oleje namísto nektaru? Jeden z důvodů je menší náchylnost na bakterie a houby než na nektar (Wcislo & Cane, 1996). Navíc je olej energeticky bohatší, čili sbírat olej by se vyplatilo. Ten ale sbírá pouze pár druhů včel (viz tabulka Příloha 2). Ze skupiny „Short-tongued bees“ existují jen dva rody olejových specialistů a to *Rediviva* a *Macropis* z čeledi Melittidae (Steiner & Whitehead, 1991). Proč je tak málo olejových specialistů? Lze předpokládat, že hlavním důvodem malého množství olejových specialistů je málo rostlin produkujících olej.

Zahrabávání hnízda

Některé včely hnízdo před odletem zahrabávají. Týká se to pouze několika málo druhů včel (viz tabulka Příloha 2 např. *A. balbilabris* a *A. vaga*). Samice zahrabávají vchod do hnízda, aby ho ochránily před parazity (Wcislo & Cane, 1996). Toto chování souvisí s různými charakteristikami, jako je délka zásobovacího letu (viz níže), hloubka hnízda a další. Vyhloubit delší tunel stojí více energie, avšak hlubší hnízdo je méně náchylné na klimatické faktory (teplotní výkyvy, déšť) a vůči parazitům a parazitoidům. Samice, které své hnízdo před odletem zahrabávají nebo mají vyšší frekvenci létání (jsou kratší dobu mimo hnízdo), mohou mít hnízda mělčí (Cane, 1991).

Přenos pylu

Pyl samice přenáší na nohách, na bříše, nebo vzácně pouze ve volátku (Thorp, 2000). Jak se vyvinula strategie a morfologie přenosu pylu? Původní a základní přenos pylu je na nohách. Přenos pylu na bříše je odvozený způsob a mohl by souviset se stylem hnízdění – samice hnízdící v zemi nosí pyl obvykle na nohách, zatímco dutinové včely přenáší pyl velmi často na bříše.

Pyl včely přenáší buď suchý, nebo ho míchají s nektarem. Důvod míchání pylu s nektarem může být ten, že navlhčený pyl drží lépe na nohou a při prodírání se úzkou chodbou hnízda se tak lehce z nohou neodrolí.

Délka zásobovacího letu

Délka zásobovacího letu je z velké části ovlivňována vzdáleností potravních zdrojů od hnízdiště (Neff, 2008) a souvisí s počtem zásobovacích letů během dne. Taktéž je ovlivňována maximálním možným nákladem, který souvisí s velikostí těla samice. Čím jsou včely menší, tím jsou jejich lety kratší (Gathmann & Tscharntke, 2002). Avšak délka letu také souvisí s *efektivitou sbírání* (souvislost s morfologií) nákladu a s množstvím dostupných zdrojů (např.: nejvíce dostupného pylu a nektaru z rostlin je ráno – v průběhu dne klesá) (Weislo & Cane, 1996).

Délka letu také souvisí s přístupností hnízda pro nepřátele. Pokud je hnízdo kryté (např.: zahrabáno, ukryto v trávě, či pod kameny), může být delší čas bezprizorní. V opačném případě se musí samice vracet po kratší době a frekvence letů je tedy vyšší.

Vzhledem k velké variabilitě druhů s malým množstvím dat získaných během terénního pozorování, nelze vyvozovat větší závěry. Ale i z těchto dat se dala vypožorovat často se vyskytující uzurpace. To považuji za nejdůležitější zjištění této práce, neboť nikdo jistě nepředpokládal, že by mělo jít o tak běžnou strategii objevující se napříč všemi čeleděmi.

Při zhodnocování srovnávací tabulky bylo velmi obtížné dopracovat se k ucelenějším výsledkům, neboť publikovaných dat není mnoho a ke studovaným druhům a charakteristikám má každý autor svůj vlastní přístup. Tyto přístupy by bylo vhodné aspoň částečně sjednotit, neboť u některých charakteristik získáváme nesourodá data, která se nedají porovnávat mezi sebou. Zmíněná tabulka nám také lehce naznačuje, kterým charakteristikám by bylo vhodné se věnovat více a které jsou již známé a více probádané.

7. Shrnutí

- Etologickým pozorováním bylo zjištěno, že uzurpace jsou mnohem častějším jevem, než se předpokládalo.
- Byla vytvořena srovnávací tabulka s charakteristikami, které se týkaly letové aktivity včel, u nichž byly tyto charakteristiky již publikovány.
- Během terénního pozorování byly získány vzory hnízdního chování (přílet, odlet, vstup do hnízda, slunění – *basking*, zapamatovací let – *imprinting*, oprava hnízda, sezení ve vchodu hnízda, hledání hnízda) u druhů *Osmia rufa* a *Colletes cunicularius*. Z těchto prvků chování byla vytvořena schémata zásobovacích cyklů s jejich charakteristickým uspořádáním.

8. Literatura

Alcock, J. (1999) The nesting behavior of Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Hymenoptera: Anthophorini), and the production of offspring of different sizes. *Journal of Insect Behavior* 12: 363-384

Alcock, J., Simmons, L.W., & Beveridge, M. (2006). Does variation in female body size affect nesting success in Dawson's burrowing bee, *Amegilla dawsoni* (Apidae: Anthophorini)? *Ecological Entomology* 31: 352-357

Batra, S.W.T. (1978). Agression, territoriality, mating and nest aggregation of some solitary bees (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae, Colletidae, Anthoporidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 51 (4): 547-559

Batra, S.W.T. (1999). Biology of *Andrena (Scapteropsis) fenningeri* Viereck (Hymenoptera: Andrenidae), Harbinger of Spring. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 101 (1): 106-122

Bennett, B. & Breed, M.D. (1985). The nesting biology, mating behavior, and foraging ecology of *Perdita opuntiae* (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 58 (2): 185-194

Bishop, J.A. & Armbruster, W.S. (1999). Thermoregulatory abilities of Alaskan bee: Effects of size, phylogeny and ecology. *Functional ecology* 13 (5): 711-724

Bischoff, I. (2003). Population dynamics of the solitary digger bee *Andrena vaga* Panzer (Hymenoptera, Andrenidae) studied using mark-recapture and nest counts. *Population Ecology* 45: 197-204

Bischoff, I., Feltgen, K. & Breckner, D. (2003). Foraging Strategy and Pollen Preference of *Andrena vaga* (Panter) and *Colletes cunicularius* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Hymenoptera Research* 12 (2): 220-237

- Bohart, G.E. & Youssef, N.N. (1976). The biology and behavior of *Evyllaeus galpinsiae* Cockerell (Hymenoptera: Halictidae). *Wasmann Journal of Biology* 34: 185-234
- Borror, D.J., Triplehorn, C.A. & Johnson, N.F. (1992). An introduction to the study of insects. 6 ed. Fort Worth, Saunders College Publishing, 875p.
- Bosch, J. & Viscens, N. (2002). Body size as an estimator of production costs in a solitary bee. *Ecological Entomology* 27: 129-137
- Bosch, J. & Viscens, N. (2006). Relationship between body size, provisioning rate, longevity and reproductive success in females of the solitary bee *Osmia chrnuta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60 (1): 26-33
- Brockmann, H.J. (1979). Nest - site selection in the great golden digger wasp, *Sphex ichneumoneus* L. (Sphecidae). *Ecological Entomology* 4: 211-224
- Brockmann, H.L. (1993). Parazitizing Conspecifics: Comparisons between Hymenoptera and Birds. *Tree* 8: 2-4
- Brooks, R.W. (1988). Systematics and phylogeny of the anthophorine bees (Hymenoptera: Anthophoridae, *Anthophorini*). *University of Kansas Science Bulletin* 53 (9): 436-575
- Buchmann, S.L. (1987). The ecology of oil flowers and their bees. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 18: 343-69
- Buchmann, S.L. & O'Rourke, M.K. (1991). Importace of pollen braun volumes for calculating bee diets. *Grana* 30: 591-595
- Cameron, S.A. & Ramirez, S. (2001). Nest architecture and nesting ecology of the orchid bee *Eulaema meriana* (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 74: 142-165
- Cane, J.H. (1991). Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): texture, moisture, cell depth and climate. *Journal of the Kansas Entomological Society* 64 (4): 406-41

- Cane, J.H., Schiffhauer, D. & Kervin, L.J. (1996). Pollination, foraging, and nesting ecology of the leaf-cutting bee *Megachile (Delomegachile) addenda* (Hymenoptera: Megachilidae) on Cranberry Beds. *Annals of the Entomological Society of America* 89 (3): 361-367
- Celary, W. (2004). A Comparative Study on the Biology of *Macropis fulvipes* (Fabricius, 1804) and *Macropis europaea* Warncke, 1973 (Hymenoptera: Apoidea: Melittidae). *Folia biologica (Kraków)* 52: 81-85
- Chappell, M.A., (1984). Temperature regulation and energetics of the solitary bee *Centris pallida* during foraging and intermale mate competition. *Physiological Zoology* 57 (2): 215-225
- Corbet, S.A. (1990). Pollination and the weater. *Israel Journal of Botany* 39: 13-30
- Danforth, B.N. (1989). Nesting behavior of four species of *Perdita* (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 62: 59-79
- Danforth, B.N. (1990). Provisioning behavior and the estimation of investment ratios in solitary bee, *Calliopsis (Hypomarcotera persimilis (Cockerell))* (Hymenoptera: Andrenidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 159-168
- Danforth, B.N. (1991). Female foraging and intranest behavior of a communal bee, *Perdita portalis* (Hymenoptera: Andrenidae). *Annals of the Entomological Society of America* 84 (5): 537-548 (12)
- Doležalová, K. (2009). Sociální interakce samotářských včel rodu *Anthophora* (Hymenoptera: Apoidea) a další aspekty jejich chování. Diplomová práce. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha, 93 pp.
- Eickwort, G.C. (1975). Gregarious nesting of the mason bee *Hoplitis anthocopoides* and the evolution of parasitism and sociality among megachilid bees. *Evolution* 29 (1): 142-150

- Eickwort, G.C., Matthews, R.W. & Carpenter, J. (1981). Observations on the nesting behavior of *Megachile rubi* and *M. texana* with a discussion of the significance of soil nesting in the evolution of Megachilid bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 54 (3): 557-570
- Engel, M.S. (2001). A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 259: 1-192
- Fabre, J.H. (1914). The Mason-bees. Garden City Publishing, Garden City, NY. Translated from French by T. de Mattos.
- Field, J. (1992). Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. *Biological Reviews* 67: 79-126
- Field, J. (1996). Patterns of provisioning and iteroparity in a solitary bee, *Lasioglossum (Evyllaesus) fratellum* (Perez), with notes on *L. (E.) calceatum* (Scop.) and *L. (E.) villosulum* (K.). *Insectes Sociaux* 43: 167-182
- Franzén, M. & Larsson, M. (2007). Pollen harvesting and reproductive rates in specialized solitary bees. *Annales Zoologici Fennici* 44: 405-414
- Frohlich, D.R. & Parker, F.D. (1983). Nest building behavior and development of the sunflower leafcutter bee: *Eumegachile (Sayapis) pugnata* (Say) (Hymenoptera: Megachilidae). *Psyche* 90: 193-209
- Fye, R.E. (1965). Biology of Apoidea taken in trap nests in Northwestern Ontario (Hymenoptera). *The Canadian Entomologist* 97 (8): 863-877
- Gathmann, A. & Tschardt, T. (2002). Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology* 71: 757-764
- Gebhardt, M. & Röhr, G. (1987). Zur Bionomie die Sandbienen *Andrena clarkella* (Kirby), *A. cineraria* (L.), *A. fuscipes* (Kirby) und ihrer Kuckuckbiene (Hymenoptera: Apoidea). *Drosera* 87: 89-114

- Giovanetti, M., Andrietti, F., Martinoli, A. & Rigato, F.(1999). Evidence of Entrance and Subterranean Connections in *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of Insect Behavior* 4: 423-431
- Giovanetti, M., Scamoni, E. & Andrietti, F. (2003). The multi-entrance system in an aggregation of *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae). *Ethology, Ecology and Evolution* 15: 1-18
- Giovanetti, M. & Lasso, E. (2005). Body size, loading capacity and rate of reproduction in the communal bee *Andrena agilissima* (Hymenoptera: Andrenidae). *Apidologie* 36: 439-447
- Gonzalez, V.H. & Chavez, F. (2004). Nesting Biology of a New High Andean Bee, *Anthophora walteri* Gonzalez (Hymenoptera: Apidae: Anthophorini). *Journal of the Kansas Entomological Society* 77 (4): 584-592
- Graham, N.S. (1994). Activity patterns of female of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology* 19: 177-189
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153: 589-596
- Harder, L.D. (1993). Pollen removal from tristylous *Pontederia cordata*: effects of anther position and pollinator specialization. *Ecology* 74 (4): 1059-1072
- Harder, L.D., Williams, N.M., Jordan, C.Y. & Nelson, W.A. (2001).The effect of floral design on pollinator economics and pollen dispersal. In Chittka, L., and Thompson, J.D. (eds.), *Cognitive Ecology of Pollination*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 297-319
- Frankie, G.W., Vinson, S.B., Newstrom, L.E. & Barthell, J.F. (1988). Nest site and habitat preferences of *Centris* bees in the Costa Rican dry forest. *Biotropica* 20: 301-310

Hefetz, A. (1987). Functional evolution of Dufour's gland secretion in bees, *Chemistry and Biology of Social Insects* ed. Eder, J & Rembold, H (Proceedings of the 10th International Congress, International Union for the Study of Social Insects). In: Peperny, München p. 437-438

Heinrich, B. (1993). *The Hot-Blooded Insects*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Ivanov, S. P. (2006). The Nesting of *Osmia rufa* (L.) (Hymenoptera, Megachilidae) in the Crimea: Structure and Composition of Nests. *Entomological Review* 86 (5): 524-533

Iwata, K. (1976). *Evolution of Instinct. Comparative Ethology of Hymenoptera*. Amerind Press, New Delhi.

Jander, R. (1976). Grooming and pollen manipulation in bees (Apoidea): the nature and evolution of movements involving the foreleg. *Physiological Entomology* 1: 179-194

Janvier, H. (1977). Comportement hivernal d'*Andrena cingulata* F.-Cahiers des Naturalistes. *Bull. N. P.*, n. s. 33: 1-13

Kadmon, R. & Shmida, A. (1992). Departure rules used by bees foraging for nectar: a field test. *Journal of Evolutionary Biology* 12 (6): 142-151

Kaitala, V., Smith B. H. & Getz W. M. (1990). Nesting strategies of primitively eusocial bee: A model of nest usurpation during the solitary state of the nesting cycle. *Journal of Theoretical Biology* 144: 445-471

Keasar, T., Shmida, A. & Motro, U. (1996). Innate movement rules in foraging bees: flight distance are affected by recent rewards and are correlated with choice of flower type. *Behavioral and Ecological Sociobiology* 39: 381-388

Kim, J. Y. (1997). Female size and fitness in the leaf-cutter bee *Megachile apicalis*. *Ecological Entomology* 22: 275-282

- Klostermeyer, E.C., Mech, S.J.J., & Rasmussen, W.B. (1973) Sex and weight of *Megachile rotundata* (Hymenoptera, Megachilidae) progeny associated with provision weights). *Journal of Kansas Entomological Society* 46: 536-548
- Laroca, S., Michener, C.D. & Hofmeister, R.M. (1989). Long mouthparts among „short-tongued“ bees and the fine structure of the labium in *Niltonia* (Hymenoptera, Colletidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 62: 400-10
- Linsley, E.G. (1978). Temporal patterns of flower visitation by solitary bees, with particular reference to the southwestern. *Journal of Kansas Entomological Society* 51: 531-46
- Macháčková, L. (2011). Hnízdní biologie a alternativní reprodukční strategie u včel rodu *Anthophora* (Hymenoptera). Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Praha, 112 pp
- Makino, S. (1989b). Usurpation and nest rebuilding in *Polistes riparius*: two ways to reproduce after the loss of the original nest (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux* 36: 116-128
- Malyshev, S. I. (1938). The nesting habits of solitary bees. A comparative study. *Eos* 11: 201–309, pls. III-XV.
- Matthews, R.W. (1965). The biology of *Heriades carinata* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 1: 1-33
- Medler, J.T. (1958). A Note on *Megachile inermis* Prov. In Trap - nests in Wisconsin (Hymenoptera: Megachilidae). *The Canadian Entomologist* 90 (6): 325-327
- Michener, C.D. (1974). *The Social Behavior of the Bees: A comparative Study*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 404 pp.
- Michener, C.D. (1978). The parasitic Groups of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin* 51 (10): 291-339

- Michener, C.D. & Rettenmeyer, C.W. (1956). The ethology of *Andrena erythronii* with comparative data on other species. *The University of Kansas Science Bulletin* 37: 645-681
- Michener, C.D. (2000). *The Bees of the World*. Baltimore, The John Hopkins University Press, 913 p.
- Michener, C.D. (2007). *The Bees of the World*. The John Hopkins University Press Baltimore and London.
- Miliczky, E.R. (1988). Observation on the Bionomics of the Bee *Andrena (Tylandrena) erythrogaster* Ashmead (Hymenoptera: Andrenidae). *Biological Notes* 130
- Miyano, S. (1981). Brood development in *Polistes chinensis antennalis* Perez. I. Seasonal variation of duration of immature stages and an experiment on the thermal response of egg development. *Bulletin of the Gifu Prefectural Museum* 2: 75-83
- Morato, E. F. & Martines, R. P. (2006). An overview of proximate factors affecting reproductive success in colonial birds: Concluding remarks and summary of panel discussion. *Neotropical Entomology* 35 (3): 285-298
- Mordechai, B. Y, Cohen, R., Gerling, D. & Moscovitz, E. (1978). The biology of *Xylocopa pubescens* Spinola (Hymenoptera: Anthophoridae) in Israel. *Israel Journal of Entomology* 12: 107-121.
- Müller, A. & Kuhlmann, M. (2008). Pollen hosts of western palaeartic bees of the genus *Colletes* (Hymenoptera: Colletidae): the Asteraceae paradox. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 719–733
- Ne'eman, G., Shavit, O., Shaltiel, L., & Shmida, A. (2006). Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination. *Journal of Insect Behavior* 19 (3): 383-401
- Neff, J.L. (2008). Components of nest provisioning behavior in solitary bees (Hymenoptera: Apoidea), *Apidologie* 39 (1): 30-45

- Neff, J.L. & Danforth B.N. (1991). The Nesting and Foraging Behavior of *Perdita texana* (Cresson) (Hymenoptera: Andrenidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 64 (4): 394-405
- Neff, J.L. & Simpson, B.B. (1997). Nesting and foraging behavior of *Andrena (Callandrena) rudbeckiae* Robertson (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae) in Texas. *Journal of Kansas Entomological Society* 70 (2): 100-113
- Norden, B., Batra, S., Fales H., Hefetz, A. & Shaw, G. (1980). *Anthophora* bees: unusual glicerides from maternal dufour's glands serve as larval food and cell lining. *Science* 207: 1095-1097
- Olberg G. (1959). Das Verhalten der solitären Wespen Mitteleuropas, Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin
- Paxton, R.L. (1991). Profile of a solitary bee: *Andrena fulva*. *Bee World* 72: 11-18
- Paxton, R.J., Kukuk, P.F. & Tengö, J. (1999). Effects of familiarity and nestmate number on social interactions in two communal bees, *Andrena scotica* and *Panurgus calcaratus* (Hymenoptera, Andrenidae). *Insectes Sociaux* 46: 109-118
- Paxton, R. J, Thorén, P.A., Stoup, A. & Tengö, J. (2001). Queen – worker conflict over male production and the sex ratio in a facultatively polyandrous bumblebee, *Bombus hypnorum*: the consequences of nest usurpation. *Molecular Ecology* 10: 2489-2498
- Potts, S.G. & Willmer, P. (1997). Abiotic and biotic influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground-nesting halictine bee. *Ecological Entomology* 22: 319-328
- Přidal, A. (2005). Ekologie opylovatelů (Insecta: Hymenoptera: Apoidea). Mendlova zemědělská a lesnická univerzita, Brno, 108 pp.
- Pyke, G.H. (1978). Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical. Population. Biology* 13: 72-98

- Pyke, G.H. (1982). Foraging in bumblebees: rule of departure from an inflorescence. *Canadian Journal of Zoology* 60: 417-428
- Raw, A. (1972). The biology of the solitary bee *Osmia rufa* (L.)(Megachilidae). *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 124 (3): 213-229
- Rezková, K. (2009). Hnízdní chování a alternativní reprodukční strategie samotářských včel (Hymenoptera: Apoidea). Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Praha, 145 pp
- Richards, M.H. & Packer, L. (1996). The socioecology of body size variation in the primitively eusocial sweat bee, *Halictus ligatus* (Hymenoptera: Halictidae). *Oikos* 77: 68-76
- Robertson, R.B. & Vallespir, S.R. (1978). Specialization of hairs bearing pollen and oil on the leg of bees (Apoidea: Hymenoptera). *Annals of the Entomological Society of America* 71: 619-627
- Roubik, R.W. & Buchman, S.L. (1984). Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. *Oecologia* 61: 1-10
- Roubik, D.W. (1989). Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press, New York. 514 pp.
- Roulston, T.H. & Cane, J.H. (2000). Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant systematics and Evolution* 222: 187-209
- Rowe, L., Arnqvist, G., Sih, A. & Krupa, J. (1994). Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 289-293
- Schindwein, C. & Martins, C.F. (2000). Competition between the oligolectic bee *Ptilothrix plumata* (Anthophoridae) and the flower closing beetle *Pristimerus calcaratus* (Curculionidae) for floral resources of *Pavonia cancellata* (Malvaceae). *Plant Systematics and Evolution* 224: 183-194

- Schönitzer, K. & Klinksik, Ch. (1990). The Ethology of the Solitary Bee *Andrena nycthemera*, 1866 (Hymenoptera, Apoidea). *Entomofauna* 11: 377-427
- Sick, M., Ayasse, M., Tengö, J., Engels, W., Lübke, G. & Francke, W. (1994). Host parasite relationships in six species of Sphecodesbees and their halictid hosts: nest intrusion, intranidal behavior, and Dofour's gland volatiles (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior* 7: 101-117
- Smith, J.M. & Parker, G.A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24 (1): 159-175
- Steiner, K.E. & Whitehead V.B. (1991). Oil flowers and oil bees: further evidence for pollinator adaptation. *Evolution* 45 (1): 493-501
- Stephen, W.P. (1960). Artificial beds for the propagation of the alkali bee, *Nomia melanderi*. *Journal of Economic Entomology* 53: 1025-1030
- Stone, G.N. (1993). Thermoregulation in four species of tropical solitary bees: the role of size, sex and altitude. *Journal of Comparative Physiology B*. 163: 317-326
- Stone, G.N. (1994). Activity patterns of females of the solitary bee, *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. *Ecological Entomology* 19: 177-189
- Stone, G.N. (1995). Female foraging responses to sexual harassment in the solitary bee *Anthophora plumipes*. *Animal Behavior* 50: 405-412
- Stone G.N. & Willmer P.G. (1989). Endothermy and temperature regulation in bees: a critique of 'grab and stab' measurement of body temperature. *The Journal of Experimental Biology* 143: 211-223
- Stone, G.N. & Willmer, P.G. (1989). Warm-up rates and body temperatures in bees: the importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology* 147: 303-328

- Straka, J. (2005). Fylogeneze čeledi Apidae (Hymenoptera: Apoidea) a evoluce kleptoparazitizmu u včel. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Praha, 110 pp.
- Straka, J., Bogusch, P. & Přidal, A. (2007). Apoidea: Apiformes (včely). In: Bogusch, P.,
- Strickler, K. (1979). Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology* 60 (5): 998- 1009
- Strickler, K. (1982). Parental investment per offspring by a specialist bee: does it chase seasonally? *Evolution* 36 (5): 1098-1100
- Strickler, K., Scott, V. L. & Fischer, R. L. (1996). Comparative nesting ecology of two sympatric leafcutting bees that digger in body size (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 69 (1): 26-44
- Strohm, E., Daniels, H., Warmers, C. & Stoll C. (2002). Nest provisioning and a possible cost of reproduction in the megachilid bee *Osmia rufa* studied by a new observation method. *Ethology Ecology and Evolution* 14: 255-268
- Surholt, B. & Newsholme, E.A. (1981). Maximum activities and properties of glucose 6phosphatase in muscles from vertebrates and invertebrates. *Biochemical Journal* 198 (3): 621-629
- Tepedino, V.J. & Parker, F.D. (1983). Nest size, mortality and sex ratio in *Osmia marginata* Michener (Hymenoptera: Megachilidae). *Society of Southwestern Entomologists* 8: 154-167
- Tepedino, V.J. & Torchio, P.F. (1994). Founding and Uzurping: Equally Efficient Paths to Nesting Success in *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87 (6): 946-953
- Thorp, R. W. (1969b). Ecology and Behavior of *Melecta separata callura* (Hymenoptera: Anthophoridae). *The American Midland Naturalist* 82 (2): 338-345

- Thorp, R.W. & Briggs, D.L. (1980). Bees collecting pollen from other bees (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society* 53: 166-170
- Thorp, R.W. (1989). Structural, behavior, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri botanical Garden* 66 (4): 788-812
- Thorp, R.W. (2000). The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution* 222 (14): 211- 223
- Vinson, S.B. & Frankie, G.W. (1999). Nesting behavior of *Centris flavofasciata* (Hymenoptera: Apidae) with respect to the source of the cell wall. *Journal of Kansas Entomological Society* 71: 46-59
- Vinson, S.B. & Frankie, G.W. (2000). Nest selection usurpation and a function for the nest entrance plug of *Centris bicornuta* (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93: 254-260
- Viscens, N. & Bosch, J. (2000). Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). *Environmental Entomology* 29 (3): 413-420
- Visscher, P.K. & Danforth, B.N. (1993). Biology of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Andrenidae): Nesting, foraging and investment sex ratio. *Annals of the Entomological Society of America* (USA) 86 (6): 822-832
- Vogel, S. (1974). Ölblumen und Olsammelnde Bienen. Wiesbaden: Franz Steiner. 267 pp.
- Ward, S.A. & Kukuk, P.F. (1998). Context-dependent behavior and the benefits of communal nesting. *The American Naturalist* 152 (2): 249-263
- Wcislo, W.T., Low, B.S. & Karr, C.J. (1985). Parasite pressure and repeated burrow use by different individuals of *Crabro* (Hymenoptera: Sphecidae; Diptera: Sarcophagidae). *Sociobiology* 2: 115-125

- Wcislo, W.T., Wille, A. & Orozco, E. (1993). Nesting biology of tropical solitary and social sweat bees, *Lasioglossum figueresi* Wcislo and *Lasioglossum aeneiventre* (Friese) (Hymenoptera: Halictidae). *Insectes Sociaux* 40 (1): 21-40
- Wcislo, W.T. (1995). Sensilla numbers and antennal morphology of parasitic and nonparasitic bees (Hymenoptera: Apoidea). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 24: 63-81
- Wcislo, W.T. & Cane, J.H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (hymenoptera:Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. *Annual Review of Entomology* 41: 257-286
- Wcislo, W.T., Minckley, R.L., Leschen, R.A.B. & Reyes, S. (1994). Rates of parasitism by natural enemies of a solitary bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera, Coleoptera and Diptera) in relation to phenologies. *Sociobiology* 23: 265-273
- Westrich, P. (1989). Die Wildbienen Baden-Württenbergs. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Willmer, P. & Stone, G. (1997). Temperature and water relations in desert bees. *Journal of Thermal Biology* 22 (6): 453- 465
- Witt, R. (1992). Zur Bionomie der Sandbiene *Andrena barbilabris* (Kirby 1802) und Iber Kuckucksbienen *Nomada alboguttata* Herrich-Schäffer 1839 und *Sphecodes pellucidus* Smith 1845. *Drosera* 6: 47-81
- Wolda, H. & Roubik, D.W. (1986). Nocturnal bee abundance and seasonal activity in a Panamian forest. *Ecology* 67: 426-33
- Wuellner, C.T. (1999). Alternative reproductive strategies of a gregarious ground- nesting bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior* 12: 845-863
- Zobel, U.Z. & Paxton, R.J. (2007). Is big the best? Queen size, usurpation and nest closure in a primitively eusocial sedat bee (*Lasioglossum malachurum*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 435-447

Žáková, Z. (2008). Biotické a abiotické faktory ovlivňující chování včel. Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze , Praha, 32 pp.

9. Přílohy

Příloha 1: Seznam všech druhů, které byly použity v tabulce (v Příloze 2) s citacemi, ze kterých byly informace čerpány.

druh	seznam citací			
<i>Andrena agilissima</i>	Franzén & Larsson, 2007	Giovanetti & Lasso, 2005	Westrich, 1989	Giovanetti et al, 2003
<i>Andrena balbilabris</i>	Giovanetti & Lasso, 2005	Westrich, 1989	Gathmann & Tschardtke, 2002	
<i>Andrena bicolor</i>	Westrich, 1989	Batra, 1999		
<i>Andrena cineraria</i>	Giovanetti & Lasso, 2005	Westrich, 1989	Gathmann & Tschardtke, 2002	
<i>Andrena clarkella</i>	Franzén & Larsson, 2007	Gathmann & Tschardtke, 2002		
<i>Andrena crataegi</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena cressonii</i>	Miliczky, 1988			
<i>Andrena erigeniae</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena erythronii</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena fenningery</i>	Batra, 1999			
<i>Andrena flavipes</i>	Giovanetti & Lasso, 2005	Gathmann & Tschardtke, 2002	Westrich, 1989	
<i>Andrena frigida</i>	Bishop & Armbruster, 1999			
<i>Andrena fulva</i>	Giovanetti & Lasso, 2005	Westrich, 1989		
<i>Andrena fuscipes</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena hamortiana</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena haynesi</i>	Franzén & Larsson, 2007			

<i>Andrena humilis</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena chalybaea</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena marginata</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena nycthemera</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena personata</i>	Miliczky, 1988			
<i>Andrena polita</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Andrena rudbeckiae</i>	Franzén & Larsson, 2007	Neff, 2008	Neff & Simpson, 1997	
<i>Andrena sitialiae</i>	Neff, 2008			
<i>Andrena vaga</i>	Franzén & Larsson, 2007	Bischoff et al, 2003	Gathmann & Tschardtke, 2002	
<i>Anthophora bomboidea</i>	Bishop & Armbruster, 1999			
<i>Anthophora walteri</i>	Gonzalez & Chavez, 2004			
<i>Anthophora plumipes</i>	Stone & Willmer, 1989	Graham, 1994	Doležalová, 2009	
<i>Calliopsis persimilis</i>	Giovanetti & Lasso, 2005	Neff, 2008		
<i>Calliopsis pugionis</i>	Giovanetti & Lasso, 2005			
<i>Centris pallida</i>	Chappell, 1984			
<i>Ceratina calcarata</i>	Strickler, 1979			
<i>Colletes cunicularius</i>	Bischoff et al, 2003	Gathmann & Tschardtke, 2002	Westrich, 1989	Stone & Willmer, 1989
<i>Lasioglossum laevisimum</i>	Batra, 1987			
<i>Lasioglossum ruidosensis</i>	Bishop & Armbruster, 1999			
<i>Dieunomia triangulifera</i>	Neff, 2008			
<i>Lasioglossum comagenensis</i>	Bishop & Armbruster, 1999			
<i>Lasioglossum galpinsiae</i>	Bohart, 1976			
<i>Halictus rubicundus</i>	Westrich, 1989	Potts & Willmer, 1997		
<i>Hoplitis albifrons</i>	Bishop & Armbruster, 1999	Fye, 1965		

<i>Hylaeus ellipticus</i>	Bishop & Armbruster, 1999	Fye, 1965		
<i>Megachile sicula</i>	Eickwort et al, 1981	Willmer & Stone, 1997		
<i>Chelostoma florissomme</i>	Westrich, 1989	Gathmann & Tschardtke, 2002	Eickwort et al, 1981	
<i>Chelostoma rapunculi</i>	Gathmann & Tschardtke, 2002	Eickwort et al, 1981		
<i>Lasioglossum aeneiventre</i>	Wcislo et al, 1993			
<i>Lasioglossum figueresi</i>	Wcislo et al, 1993			
<i>Macropis europaeus</i>	Celary, 2004			
<i>Macropis fulvipes</i>	Celary, 2004			
<i>Megachile addenda</i>	Cane et al, 1996			
<i>Megachile giliae</i>	Bishop & Armbruster, 1999			
<i>Megachile inermis</i>	Medler, 1958	Fye, 1965	Cane et al, 1996	
<i>Megachile lapponica</i>	Gathmann & Tschardtke, 2002	Cane et al, 1996		
<i>Megachile melanophaea f</i>	Bishop & Armbruster, 1999	Cane et al, 1996		
<i>Megachile relativa</i>	Strickler, 1979	Medler, 1958	Cane et al, 1996	
<i>Megachile rotundata</i>	Westrich, 1989	Gathmann & Tschardtke, 2002		
<i>Melissodes apicata</i>	Harder, 1993	Cane et al, 1996		
<i>Hoplitis anthocopoides</i>	Gathmann & Tschardtke, 2002	Strickler, 1979		
<i>Osmia bicolor</i>	Westrich, 1989			
<i>Osmia bucephala</i>	Bishop & Armbruster, 1999	Cane et al, 1996		
<i>Osmia coerulescens</i>	Strickler, 1979	Cane et al, 1996		
<i>Osmia cornuta</i>	Westrich, 1989			
<i>Osmia maritima</i>	Westrich, 1989	Gathmann & Tschardtke, 2002	Cane et al, 1996	
<i>Osmia mustelina</i>	Westrich, 1989	Gathmann & Tschardtke, 2002		
<i>Hoplitis producta</i>	Strickler, 1979	Cane et al, 1996		

<i>Osmia rufa</i>	Westrich, 1989	Gathmann & Tscharntke, 2002	Strohm et al, 2002	Raw, 1972
<i>Panurginus crawfordi</i>	Franzén & Larsson, 2007			
<i>Panurginus polytrichus</i>	Neff, 2008			
<i>Panurgus banksianus</i>	Westrich, 1989	Gathmann & Tscharntke, 2002	Franzén & Larsson, 2007	
<i>Perdita difficilis</i>	Neff, 2008			
<i>Perdita opuntiae</i>	Bennett & Breed, 1985			
<i>Perdita portalis</i>	Danforth, 1991			
<i>Perdita texana</i>	Neff & Danforth, 1991			
<i>Rediviva pallidula</i>	Steiner & Whitehead, 1991			
<i>Rediviva rufocincta</i>	Steiner & Whitehead, 1991			
<i>Xylocopa californica</i>	Willmer & Stone, 1997			
<i>Xylocopa varipuncta</i>	Willmer & Stone, 1997			
<i>Xylocopa violacea</i>	Westrich, 1989	Gathmann & Tscharntke, 2002		
<i>Xylocopa virginica</i>	Willmer & Stone, 1997			

Příloha 2: Seznam druhů s charakteristikami, které byly publikovány autory uvedenými v tabulce v Příloze 1.

Vysvětlivky k některým charakteristikám:

Přenos pylu: N = nohosběrné, B = břichosběrné

Pyl míchaný x suchý: M = míchaný (s nektarem), Mo = míchaný (s olejem), S = suchý

Výběr rostlin: S = specialisti, O = oligolektické, P = polylektické

Příloha 3

článek v tisku