

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Lenka Jindrová**

Fylogeneze včel (Hymenoptera, Anthophila)  
Bee phylogeny (Hymenoptera, Anthophila)

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jakub Straka, Ph.D.

Praha, 2017

Děkuji svému školiteli Mgr. Jakubu Strakovi, Ph.D. za cenné připomínky, odborné konzultace a trpělivost. Zároveň bych chtěla poděkovat svému příteli Pavlu Kučerovi za podporu při psaní bakalářské práce.

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci, ani žádnou její část, nepředložila k získání jakéhokoliv akademického titulu. Zároveň prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala sama z uvedené literatury a na základě konzultací se svým školitelem.

Praha 2017

Lenka Jindrová

# Obsah

<b>Abstrakt.....</b>	<b>4</b>
<b>1 Úvod .....</b>	<b>5</b>
<b>2 Definice pojmů .....</b>	<b>5</b>
<b>3 Fylogeneze.....</b>	<b>6</b>
3.1 Nejčastěji používané geny pro studium fylogeneze včel.....	7
<b>4 Včely - Anhtophila.....</b>	<b>8</b>
4.1 Bionomie včel.....	8
4.2 Zařazení včel.....	9
4.3 Klasifikace včel .....	11
4.3.1 Některé synapomorfie, které podporují monofylii včel .....	13
4.3.2 Historie klasifikace včel .....	14
<b>5 Jednotlivé čeledi .....</b>	<b>15</b>
5.1 Melittidae – Pílorožkovití.....	15
5.2 Megachilidae – čalounicovití.....	17
5.3 Apidae – včelovití.....	19
5.4 Andrenidae – pískorypkovití .....	20
5.5 Halictidae – ploskočelkovití .....	21
5.6 Colletidae – hedvábnicovití .....	22
5.7 Stenotritidae.....	23
<b>6 Závěr .....</b>	<b>24</b>
<b>7 Seznam použité literatury .....</b>	<b>25</b>

## Abstrakt

Díky velkému rozvoji nových metod a množství a dostupnosti molekulárních dat se v předchozích letech výrazně měnil názor na fylogenezi mnoha skupin včetně včel. Dříve se k určení příbuznosti mezi jednotlivými taxony využívala morfologická data. Dnes se používají převážně data molekulární, která se případně kombinují s morfologickými znaky. Díky využití technik molekulární biologie můžeme s větší přesností určit vztahy mezi jednotlivými taxony.

V této bakalářské práci jsou shrnuty současné názory na příbuznost včel a různé možnosti klasifikace s ohlednutím na historii klasifikace a evoluci některých znaků, jako například specializace na druhy hostitelských rostlin a další. Také je zde rozebrána pozice včel v nadčeledi Apoidea.

**Klíčová slova:** Fylogeneze, Anthophila, Apoidea, bazální čeleď, evoluce

## Abstract

As a result of a new methods and a mount and availability of molecular data, we changed our understanding of phylogeny of many groups, of course the phylogeny of bees too. In the past, only the morphological data were used to find out the relationships between taxa. Today, we use molecular data, which can be combined with morphological knowledges. Because of using the molecular biology methods, we can solve the relationships among taxa more precisely.

This work summarizes present view on phylogeny bees with a look at history of bee classification and evolution of some characters, for example host plant specialization and more. The position of bees in the superfamily Apoidea is also described in this work

**Key words:** Phylogeny, Anthophila, Apoidea, basal group, evolution

# 1 Úvod

Včely jsou velmi početná skupina, která patří do řádu Hymenoptera (blanokřídlí). V současnosti je uznáváno sedm čeledí, ve kterých je popsáno více jak 20 000 druhů (20 230) (Ascher & Pickering, 2017).

Jsou to jedni z nejdůležitějších opylovačů krytosemenných rostlin a ekonomicky nejdůležitější opylovači rostlin v zemědělství. Pro lidstvo je nejvýznamnějším druhem včela medonosná (*Apis mellifera*). Včely vznikly někdy ve střední křídě, přibližně před 120 miliony lety, což koresponduje s dobou, kdy vznikaly také kvetoucí rostliny, v jejichž rozvoji pravděpodobně sehrály včely velkou roli (Cardinal & Danforth, 2013; Grimaldi & Engel, 2005). Nejstarší geologický nález včely se datuje přibližně do doby před 100 mil. let a poskytuje náhled na morfologii nejranějších včel (Poinar & Danforth, 2006). Prakticky všechny včely jsou závislé na kvetoucích rostlinách, jejichž produkty (pyl, nektar, rostlinné oleje) potřebují ke své výživě, nebo k výživě svých larev. Rostliny mohou být včelami využity také jako sexuální atraktanty, nebo při stavbě hnízd (Minckley & Roulston, 2006). Je velmi zajímavé, sledovat, zda a jak souvisí vývoj včel s vývojem kvetoucích rostlin.

Klasifikace organismů se dá vytvořit mnoha různými způsoby. Při jejím vzniku by však vždy měly být brány v potaz veškeré informace o fylogenezi. Je ovšem velmi těžké, sestavit ucelený náhled na fylogenezi a to hlavně díky tomu, že je spousta různě starých studií, z nichž každá je navíc založená na jiném principu, případně se zajímá o širší, nebo užší okruh organismů. V posledních několika desítkách let navíc vzniklo a vzniká spousta nových způsobů, jak zjišťovat příbuznost a tudíž na ni také vzniklo množství nových názorů.

Cílem této bakalářské práce je shrnutí dosavadních názorů na základní klasifikaci včel a umístění včel v systému blanokřídleho hmyzu.

## 2 Definice pojmů

Následující pojmy byly převzaty z knihy „The bees of the world“ (Michener, 2007).

**Fylogeneze:** Historický proces, při kterém vznikají nové druhy. Snaží se zjistit příbuzenské vztahy mezi jednotlivými organismy nebo skupinami organismů.

**Taxon:** Označení jakékoliv systematické skupiny organismů na libovolné úrovni klasifikace.

**Apomorfie:** Znak, který není odvozen od společného předka, ale vzniká v dané skupině de

novo.

**Synapomorfie:** Je to apomorfie společná dvěma a více taxonům a říká nám, že tyto taxony měly pravděpodobně společného předka, po kterém daný znak zdědily.

**Sesterské taxony:** Jsou si vzájemně příbuznější než s kteroukoliv jinou skupinou nebo druhem v dané skupině.

**Plesiomorfie:** Forma znaku, která je u daného znaku původní.

**Parafyletická skupina:** Je to skupina, která má společného předka, ale nezahrnuje všechny jeho potomky. Bere se proto jako umělá skupina.

**Monofyletická skupina:** Obsahuje společného předka a všechny jeho potomky. Na rozdíl od skupiny parafyletické je to přirozená skupina.

**Polyfyletická skupina:** Označení taxonu jako polyfyletický, nebo také difyletický, značí, že jeho rozlišovací znaky vznikly nehomologicky ve více taxonech.

**Fylogenetický strom:** Používá se k vyznačení fylogenetické příbuznosti. Jeho grafickému znázornění se říká kladogram. Pokud zohledňujeme spíše množství podobností a rozdílností, než fylogenetickou příbuznost, vzniká tzv. „fenogram“.

### 3 Fylogeneze

Základem pro charakterizaci fylogenetických vztahů je najít kořen fylogenetického stromu (Brady et al. 2011). To znamená najít bazální skupinu.

Dříve se k sestavování fylogenetických stromů a určování příbuznosti používaly morfologické znaky (např. Michener 1944). Dost často ovšem docházelo k situacím, kdy nešlo rozhodnout, zda je daný znak synapomorfii, nebo zda vznikl konvergentně (což znamená, že neurčuje příbuznost, ale vznikl jako přízpusobenění se podobným podmínkám, ve kterých se daný druh nachází). Novější studie ovšem začaly pro určení příbuznosti využívat sekvenování genů a genomů a stále dostupnější molekulární data (např. Danforth et al. 2006b; Hedtke et al. 2013). Tato data se dále mohou kombinovat s morfologickými poznatky (např. Danforth et al. 2006b). Díky tomu se dost často změnila pozice některých druhů, rodů atd.

Fylogenetické studie se snaží vyřešit například otázku pozice včel v nadčeledi Apoidea a řeší příbuzenské vztahy mezi včelami. Studium molekulárních dat nám také může pomoci s řešením evoluce sociálního chování a parazitismu u včel, specializace včel na určitý druh hostitelské rostliny a jejich koevoluci (Danforth et al. 2012).

Ke zjednodušení pohledu na fylogenezi pomohlo množství dat ze skupiny jaderných

genů s jednou kopií. Detailní fylogeneze založené na více genech dnes existují pro většinu včelích čeledí a podčeledí (Danforth et al. 2012).

### 3.1 Nejčastěji používané geny pro studium fylogeneze včel

Ze začátku se pro studium fylogeneze hojně využívaly mitochondriální geny jako například 12S a 16S (Cameron & Williams, 2003), cytochrom b (Koulianos et al. 1999) a cytochrom oxidáza I a II (Ramirez et al. 2010). Osekvenování celého mitochondriálního genomu je velmi náročné a mitochondriální geny jsou vhodné pro určení vztahů na nižších taxonomických úrovních (Downton et al. 2009). Pro určení vztahů na vyšších taxonomických úrovních jsou ideální jaderné geny kódující proteiny, jelikož kódující oblasti mohou být jednoznačně přiřazeny v široké škále organismů (Cardinal & Danforth, 2013). Z těchto genů se asi nejčastěji používá paralog F2 elongačního faktoru 1 $\alpha$  (EF-1 $\alpha$  F2) (například Michez et al. 2009; Cardinal et al. 2010), dále gen wingless nebo dlouhovlnný rhodopsin (LW *Rh*) (Cameron & Williams, 2003; Pilgrim et al. 2008; Michez et al. 2009; Cardinal et al. 2010). Ascher et al. (2001) zkouší využití LW *Rh* u tzv. košíčkatých včel čeledi Apidae (corbiculate Apidae). Jelikož výsledky neodpovídaly jasně daným vztahům na vyšších taxonomických úrovních, udává, že je vhodnější ho využít spíše pro určení vztahů na nižších úrovních.

Často se používá také Na-K ATPáza a RNA polymeráza II (Michez et al. 2009; Ramirez et al. 2010).

Z jaderných ribosomálních genů se využívá například 18S a 28S (Danforth et al. 2012; Michez et al. 2009; Cardinal et al. 2010).

Danforth et al. (2006a) zkouší použití genu CAD a RNA polymerázy II ve vyšší klasifikaci včel. Tvrdí, že v kombinaci s 28S se jeví jako vhodné pro dělení včel. Bohužel gen CAD nešel využít u všech druhů včel, u kterých to zkoušeli, i přes to ho nakonec shledávají jako vhodný pro určování vztahů u včel a blanokřídlého hmyzu.

V některých studiích jsou použity tzv. „UCE“ (Branstetter et al. 2017), což jsou segmenty genů, které jsou vysoce konzervované (Bejerano et al. 2004). Branstetter et al. (2017) dále používá tzv. sekvenování nové generace (anglicky „next generation sequencing“ - NGS), což je metoda, která umožňuje rychle a levně osekvenovat celý genom, případně jeho část, která nás právě zajímá (Behjati & Tarpey, 2013).

## 4 Včely - Anthophila

### 4.1 Bionomie včel

Obecně největší rozmanitost včel je na suchých a teplých stanovištích (Michener, 2007).

Velká část druhů včel je oligolektických. Například Fideliini (Megachilidae), Emphorini a Eucerini (Apidae), Panurginae a Andreninae (Andrenidae), Paracolletinae (Colletidae), a Rophitinae (Halictidae) (Patiny et al. 2008). Oligolektické včely se zaměřují na malý okruh hostitelských rostlin, často v rámci jedné čeledi nebo rodu. Buď se mohou zaměřovat přímo na jeden druh rostliny (úzká specifita, monolektie), nebo na blízkce příbuzné druhy, případně na jednu čeleď (širší specifita). Tyto včely se označují jako tzv. specialisté (Müller, 1996). Oligolektie se vyskytuje u všech včelích čeledí, ovšem v některých liniích převažuje (například: Fideliinae, Andreninae, Melittinae) a v některých naopak téměř chybí (například Xylocopinae) (Michener, 2007).

Opakem je druh polylektický: není zaměřený na jeden hostitelský druh nebo čeleď rostlin, ale sbírá pyl z různých, nepříbuzných druhů. Jsou to tzv. generalisté na květy hostitelských rostlin (Michener, 2007).

Dlouhou dobu se udávalo, že polylektie je původní stav. Podle novějších poznatků je ale primitivní stav oligolektie. A. Müller (1996) zkoumal u 72 druhů včel z tribu Anthidiini (Megachilidae) polylektii a oligolektii v závislosti na fylogenezi. Našel celkem šest přechodů mezi polylektii a oligolektii, čtyři z nich od oligolektie k polylektii a dva z nich neznámého směru. Ani jeden jasný posun opačného směru. Podle toho je tedy u tribu Anthidiini původním stavem oligolektie.

Michez et al. 2008 studoval specifitu na hostitelské rostliny u čeledi Melittidae, kde se nachází velký počet oligolektických druhů. Tato čeleď je bazální čeledí včel, což naznačuje, že by oligolektie mohla být u včel původní znak. Stejně jako Müller (1996) nachází více změn ve směru od oligolektie k polylektii. V jejich analýze vychází u některých rodů oligolektie jako plesiomorfie, u některých bohužel nebyli schopni rozhodnout.

Některé druhy včel si nestaví svá vlastní hnízda a nesbírají rostlinné produkty pro své potomstvo. Jsou to druhy, u kterých se vyvinul parazitismus. Parazitismus se u včel může vyskytovat ve dvou základních formách – kleptoparazitismus a sociální parazitismus. Kleptoparazitismus je druh parazitismu, kdy samice kradou zásoby jinému druhu včel a uloupenou kořist pak využívají jako potravu pro své potomstvo. Takové včely si nestaví



hnízda ani nesbírají pyl, namísto toho kladou svá vajíčka do hnízd jiných včel (Westrich, 1989 v Sedivy et al. 2013). Kleptoparazitismus se vyvinul několikrát nezávisle na sobě u čtyř čeledí včel: Colletidae, Halictidae, Megachilidae a Apidae (Michener, 2007).

Kleptoparazitické včely jsou velmi často příbuzné svým hostitelům (Wilson, 1971 v Sedivy et al. 2016). Při sociálním parazitismu využívá parazit dělnice nějakého sociálně žijícího druhu k péči o své potomky a často také nahrazuje královnu hostitelského hnízda (Gibbs et al. 2012). Sociální parazitismus se vyvinul u primárně eusociálních druhů. Tito parazité nevytváří dělnickou kastu (Michener, 2007).

Většina včelích druhů žije samotářsky (soliterně), což je pravděpodobně původní chování (Danforth et al. 2013). Jednou z nejzajímavějších a hodně studovaných forem chování je eusocialita. Zatímco společné hnízdění najdeme u většiny čeledí, eusocialita se vyskytuje pouze v čeledích Apidae a Halictidae (Danforth et al. 2013). Podle Brady et al. (2006) vznikla eusocialita u Halictidae ve třech na sobě nezávislých liniích.

Včely si nejčastěji vyhrabávají svá hnízda v zemi, ale samozřejmě se u nich vyvinula dlouhá škála různých typů hnízdění. Mohou hnízdit v dutých stoncích trav, ve dřevě, případně využívat již vzniklé chodby po dřevokazném hmyzu. Mohou si vytvářet i hnízda z různých materiálů (vosk, hlína, pryskyřice), která jsou zavěšená na větvích stromů, skalách, nebo v různých dutinách (Straka et al. 2007).

Různé druhy také využívají různé materiály pro tvorbu komůrek v hnízdě. Nejčastěji je využívána hlína smíchaná s vodou nebo nektarem, ale mohou být využívány i různé části rostlin, rostlinné oleje (Straka et al. 2007). Colletidae využívají produkt Dufouroy a slinné žlázy, který je podobný celofánu (Michener, 2007).

## **4.2 Zařazení včel**

Včely jako skupina nemají žádný systematický název. Někdy jsou tedy neformálně označovány jako „Apiformes“. Dnes se používá spíše označení Anthophila, které bylo zavedeno dříve než označení Apiformes a bylo velmi často používáno v průběhu 20. století (Grimaldi & Engel, 2005). Někde se lze setkat se zařazením všech včel do jedné čeledi, a to Apidae. V takovém případě takto vzniklé podčeledi odpovídají tradičně uznávaným čeledím, podčeledím je dán status tribu. Toto členění lépe odpovídá klasifikaci, která se používá u ostatních Aculeat (Melo & Gonçalves, 2005).

Včely patří do řádu Hymenoptera (blanokřídlí) a podřádu Apocrita, který se dělí na dvě skupiny a to Aculeata (kam patří včely) a Parasitica (Sharkey, 2007). Včely se spolu

s některými čeleděmi kutilek řadí do nadčeledi Apoidea (Melo & Gonçalves, 2005). Do této skupiny patří čeledi Heterogynaidae, Ampulicidae, Crabronidae a Sphecidae a včely - Anthophila (Danforth et al. 2012; Debevec et al. 2012). Včely se vyvinuly z parafyletické skupiny, která je označována jako „apoid“, „sphecoid“ nebo „spheciform wasps“, nebo také „Spheciformes“ (kutilky) (Michener, 2007). Morfologické studie většinou řadí včely jako sesterskou skupinu čeledi Crabronidae (například Michener, 2007). Jejich blízkou příbuznost zdůrazňuje i Michener (2007) na některých morfologických znacích, které Crabronidae a včely sdílejí. Michener (2007) také uvádí, že včely mohly vzniknout z podčeledi Pemphredoninae. Většina kutilek totiž připravuje do komůrek pro larvy jako potravu méně kusů větší kořisti, která není sladká, zatímco tyto kutilky chystají velký počet menších kusů sladké kořisti (obsahuje medovici). To by mohlo být bráno jako předstupeň pro přípravu pylu a nektaru, jako to dělají včely. Podle něj to ale není úplně přesvědčivý důkaz. Později bylo dokázáno, že Pemphredoninae (ještě spolu s podčeledí Philanthinae) jsou pro včely sesterskou skupinou (Branstetter et al. 2017, Debevec et al. 2012). V nejnovějších molekulárních studiích se uvádí, že včely vznikly uvnitř parafyletického taxonu Crabronidae (Pilgrim et al. 2008; Branstetter et al. 2017).

Brothers (1975) rozděluje Apoidea na Spheciformes (kutilky) a Apiformes (včely). Jejich příbuznost byla dokazována mnoha morfologickými podobnostmi, které jsou ovšem často konvergentního původu a nemohou být tedy brány jako synapomorfie (Lanham, 1980). Některé další studie říkají, že v tomto vztahu jsou Spheciformes jasně parafyletická skupina a toto rozdělení také zavrhuje (Melo, 1999). Dnes se Apoidea rozděluje na Heterogynaidae, Ampulicidae, Sphecidae, Crabronidae a jednotlivé čeledi včel (Melo & Gonçalves, 2005, Branstetter et al. 2017) (Obrázek 1).

**Obrázek 1: Dělení nadčeledi Apoidea podle Branstetter et al. (2017).**



Někde se lze setkat se zařazením všech včel do jedné čeledi (Melo & Gonçalves, 2005). V nadčeledi Apoidea pak vzniknou dvě čeledi a to Sphecidae a Apidae sensu lato. V tomto smyslu jsou ovšem Sphecidae parafyletickým taxonem, a proto je lepší rozdělit Apoidea na jednotlivé čeledi (Michener, 2007).

### 4.3 Klasifikace včel

Včely jsou uznávány jako monofyletická skupina (Alexander a Michener, 1995; Michener, 2007; Danforth et al. 2006a; Brothers, 1999). Neexistuje žádná skupina organismů, která by značila, že se ze včel vyvinula (Michener, 2007).

Moderní klasifikace včel byla zavedena Michenerem (1944) v jeho práci založené na morfologických znacích, kde rozeznával 6 čeledí včel – Melittidae, Megachilidae, Andrenidae, Apidae, Colletidae a Halictidae. Dále mezi čeledi přibyla ještě čeleď Stenotritidae (McGinley, 1980), která se dříve řadila například mezi Andrenidae (Smith, 1853 v McGinley, 1980), později pak mezi Colletidae (Cockerell, 1920 v McGinley, 1980). Rozen (1965) přidává další čeleď a to Oxaeidae, kterou Alexander a Michener (1995) opět řadí jako podčeleď Andrenidae.

Čeleď Colletidae byla dlouhou dobu na základě morfologických dat označována za bazální skupinu včel (tzn. sesterskou pro všechny ostatní včely). Jedním z důkazů je podobná morfologie glosy (sosáku) s kutilkami – ta se však s největší pravděpodobností vyvinula konvergentně, kvůli aplikaci látky, pro stavbu komůrek v hníždě. Podle novějších molekulárních dat je však bazální skupinou čeleď Melittidae (Danforth et al. 2006a; Brady et al. 2011; Hedtke et al. 2013, Branstetter et al. 2017). Žádná z molekulárních studií nepodporuje názor, že by čeleď Colletidae mohla být bazální skupinou včel (Danforth et al. 2012).

Fylogenetické vztahy na úrovni čeledí jsou v současnosti zdá se vyřešeny. Čeleď Megachilidae a Apidae jsou sesterské skupiny, které společně vytváří monofyletickou skupinu, které se anglicky říká long-tongued bees (L-T bees) (Roig-Alsina & Michener, 1993; Hedtke et al. 2013), česky dlouhojazyčné včely. Název skupiny je odvozen od toho, že se u ní vyvinul relativně dlouhý sosák (Straka et al. 2007). Tato skupina je charakteristická prodloužením prvních dvou segmentů labiálních palp, které jsou zploštělé a spolu s galeou tvoří pouzdro na prodlouženou glosu sloužící k nasávání nektaru (Roig-Alsina & Michener, 1993).

Druhou skupinou jsou tzv. krátkojazyčné včely, anglicky short-tongued bees (S-T bees). Ta je parafyletická a je tvořena čeledmi Andrenidae, Halictidae, Stenotritidae, Colletidae a Melittidae (Alexander a Michener, 1995; Michener, 2007).

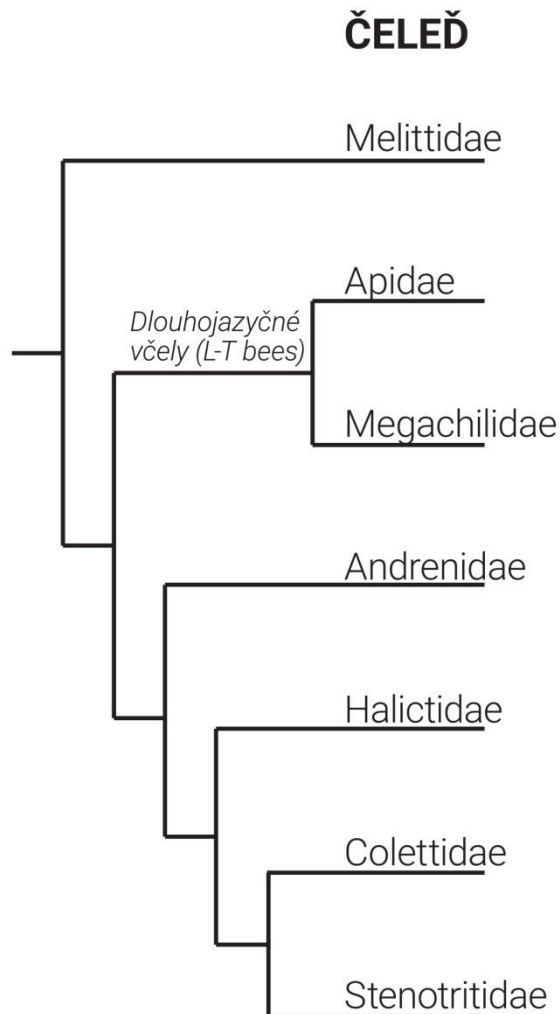
L-T bees jsou podle morfologických i molekulárních dat monofyletickou skupinou (Roig-Alsina & Michener, 1993). Rozdělení na dlouhójazyčné a krátkójazyčné není úplně vhodné, neboť existují S-T bees s dlouhou glosou a L-T bees s krátkou (Roig-Alsina & Michener, 1993).

Alexander a Michener (1995) se snažili určit vztahy mezi jednotlivými čeledmi a určit bazální skupinu včel. U většiny čeledí se jim podařilo podpořit hypotézu o monofylii (nepotvrdili jednoznačně monofylii například u Melittidae a Colletidae), ale nebyli schopni jednoznačně určit vztahy mezi jednotlivými čeledmi. Z jejich výzkumu vyšly dvě teorie. První, že bazální čeledi jsou Colletidae a druhá, že bazální jsou Melittidae a L-T bees. Danforth et al. (2006a) použili pro určení vztahů na vyšší úrovni geny CAD a RNA polymerázu II, které v kombinaci s dalšími, již zkoumanými geny podává dobrý report o fylogenetických vztazích mezi včelami. Výsledky silně podporují sesterský vztah mezi Stenotritidae a Colletidae (sesterský vztah mezi nimi podporují i Almeida & Danforth, 2009) a monofylii Colletidae (což vylučuje, že by Stenotritidae vznikly uvnitř Colletidae). Výsledky jejich studie silně podporují druhou teorii Alexandera a Michenera (1995) o tom, že bazální jsou Melittidae a L-T bees.

Jako bazální skupina recentních včel jsou na základě molekulárních studií udávány Melittidae (Danforth et al. 2006a). Dříve na základě morfologických studií byla jako bazální čeleď uváděna čeleď Colletidae a to hlavně díky tomu, že jejich ústní ústrojí je podobné jako u kutilek. Tato morfologická podobnost je ovšem konvergentního původu (Danforth et al. 2006a, Danforth et al. 2013).

Z analýzy Hedtke et al. (2013) vychází čeleď Colletidae jako sesterská čeledi Stenotritidae a pro skupinu těchto dvou čeledí je sesterská čeleď Halictidae. Čeleď Andrenidae je sesterská pro skupinu (Halictidae + (Colletidae + Stenotritidae)) (Obrázek 2).

Obrázek 2: Současná klasifikace včel založena na více zdrojích (Danforth et al. 2006a; Hedtke et al. 2013, Branstetter et al. 2017).



#### 4.3.1 Některé synapomorfie, které podporují monofylii včel

1. Včely mají rozvětvené chloupky, což ostatní Hymenoptera nemají (mají chloupky jednoduché). Pravděpodobně to není kvůli sběru pylu, protože na některých místech na těle, kterými pyl sbírají, mají chloupky jednoduché, a naopak na některých místech, kde nikdy pyl nesbírají, mají chloupky větvené. Větvené chloupky vznikly pravděpodobně kvůli zabránění přehřívání a ztrátě vody (Michener, 2007).
2. Larvy včel jsou na rozdíl od ostatních Hymenopter býložravé. Ovšem existují výjimky. Některé kutilky připravují pro své potomstvo pyl a nektar (Grimaldi &

Engel, 2005). Včelí larvy se živí pylem smíchaným s nektarem nebo rostlinnými oleji, nebo výměšky dospělců, kteří se živí pylem a nektarem. Včely jsou fytofágní, existuje ale výjimka, a to tři druhy včel z rodu *Trigona* (čeleď Apidae), které se živí mršinami. Také některé kleptoparazitické včely pravděpodobně požírají vajíčka hostitelského druhu (Michener, 2007).

3. Další synapomorfii včel je to, že se dospělci živí pylem. Mandibuly larev jsou buď jednoduché, nebo se větví na dva zuby. U ostatních Aculeat se větví na tři a více zubů. Je to asi proto, že se larvy včel živí nektarem a pylem (Michener, 2007).
4. Z každého spermatocyту u včel se vyvíjí pouze jedna spermie, zatímco u kutilek vznikají z jednoho spermatocyту buňky čtyři. Tento znak byl však zkoumán u tak malého množství taxonů, že nemůže být považován za plnohodnotnou synapomorfii (Michener, 2007).
5. Včelám chybí strigil – struktura na basitarsu (bazální část chodidla) zadního páru končetin. Skládá se z tibialní ostruhy a kartáčku z krátkých chloupků. U kutilek slouží k čištění zadních nohou (Michener, 2007).
6. Přední nohy si včely čistí tak, že je protahují ohnutým prostředním párem nohou. Tento pohyb u ostatních hymenopter není (Michener, 2007).

Toto jsou některé příklady synapomorfii, které včely mají a díky kterým můžeme říct, že včely jsou monofyletická skupina. Navíc neznáme žádnou jinou skupinu, která by se ze včel vyvinula (Michener, 2007).

### 4.3.2 Historie klasifikace včel

Historicky první významnější soupis včel nějaké oblasti podal v roce 1802 Kirby, který rozděloval včely na dvě skupiny: *Melitta* a *Apis* (v Michener, 2007). Další krok ve vývoji rozdělení včel učinil Lepeletier (1835 a 1841 v Michener, 2007). Ten oddělil sociální včely (*Bombus*, *Melipona*, *Apis*) do samostatné skupiny a zbytek včel rozdělil na parazitické a solitérní. Rozdělení na parazitické a neparazitické, kde i blízce příbuzné druhy byly v oddělených skupinách, se drželo včel dlouhé roky. Až Thomson (1872 v Michener, 2007) a Robertson (1904 v Michener, 2007) správně umísťují parazitické včely do skupin vedle jejich neparazitických příbuzných. I přes to se ale ještě dlouhou dobu rozdělení na parazitické, neparazitické a sociálně žijící druhy používá (Michener, 2007). Podle Tkalců (1972 v Michener, 2007) parazitické včely nikdy neměly sběrací aparát a vyvinuly se z kutilek

nezávisle na ostatních včelách.

S dalším rozdělením včel přišel Robertson (1904, v Michener, 2007). Ten rozděluje včely na Pygidialia a Apygidialia podle přítomnosti a nepřítomnosti pygidialní destičky. Označil tak včely za polyfyletický taxon. Toto rozdělení by však platilo pouze pro včely z východu Severní Ameriky, kde Robertson působil, nikoliv pro celý svět. Pozdější studie označují pygidialní destičku u včel za plesiomorfii, která u některých včel druhotně zmizela (Michener, 2007).

Jedním z prvních, kdo začal včely rozdělovat do skupin podle velmi drobných morfologických znaků, byli podle Michenera (1944) Bischoff (1934) a Grütte (1935). Ti si začali všimnout znaků, jako jsou například švy pod tykadly.

Dlouhou dobu bylo zvykem, porovnávat včely na základě ústního ústrojí (na rozdíl od jiných hymenopter). Proto se včely začaly rozdělovat na S-T a L-T bees (viz níže) už minimálně od začátku 19. stol (Michener, 2007). Toto rozdělení se stále používá, i když už jen jako informativní.

Jedním z prvních, kdo vytvořil moderní klasifikaci včel, byl Michener (1944), parazitické druhy rozděloval přirozeněji a navíc se snížil počet čeledí (Melo & Gonçalves, 2005).

## 5 Jednotlivé čeledi včel

Včely jsou v současnosti uznávány jako monofyletická skupina (viz výše) a dělí se do šesti čeledí: Andrenidae (pískorypkovití), Apidae (včelovití), Colletidae (hedvábnicovití), Halictidae (ploskočelkovití), Megachilidae (čalounicovití), Melittidae (pilorožkovití) a Stenotritidae.

### 5.1 Melittidae – Pilorožkovití

Melittidae je poměrně malá skupina, jedna z nejmenších včelích čeledí a obsahuje velké množství vzácných a geograficky omezených druhů (Michez et al. 2009). Je popsáno přibližně 200 druhů (Michez et al. 2007; Ascher & Pickering, 2017), které jsou rozděleny do tří podčeledí: Meganomiinae, Melittinae, a Dasypodainae. Michener (2007) rozděluje podčeď Dasypodainae na tři triby a to Dasypodaini, Promelittini a Sambini. Michez et al. (2009) s využitím molekulárních dat změnil rozdělení této čeledi. V podčeďi Dasypodainae rozeznává triby Dasypodaini a Hesperapini a podčeď Melittinae rozděluje na Macropidini a

Melittini.

Melittidae nalezneme je v mírných, mediteránních a suchých oblastech, v mírných podmínkách severní polokoule a v Africe. Nejvíce zástupců žije v suchých a teplých oblastech, hlavně v jižní Africe, kde žijí zástupci všech tří podčeledí. Nenajdeme je v Jižní Americe, Austrálii, Indii a JV Asii (Michener, 2007). Všechny tyto včely hnízdí v zemi (Michez et al. 2007 a 2009).

Melittidae jsou jednoznačně uznány za bazální čeleď recentních včel (Danforth et al. 2006a, Hedtke et al. 2006). Dříve na základě morfologických studií byla jako bazální čeleď uváděna čeleď Colletidae (např. Michener, 1944; Grimaldi & Engel, 2005). Bazální skupinou se podle Danforth et al. (2006a) zdají být Dasypodainae.

V porovnání s jinými čeleděmi, jsou mezi Melittidae hojně zastoupeny oligolektické druhy, nebo alespoň hodně vybíravé druhy co se týče druhu hostitelských rostlin (Michez et al. 2008). To, že Melittidae jsou jednoznačně určeny jako bazální skupina včel, je jeden z důvodů, proč je hostitelská specifita u včel určena jako původnější (Michez et al. 2008). Některé druhy z podčeledi Melittinae - *Macropis* a *Rediviva* (Michener, 2007) - sbírají rostlinné oleje, což by mohl být také znak starobylosti (Michez et al. 2009). To je odvozeno z objevu nejstarší fosílie včely, která je z čeledi Melittidae a pochází z eocénu. Tato fosílie je morfologicky podobná právě včelám sbírajícím oleje (má na nohách chloupky pro sběr rostlinných olejů, typické pro rod *Macropis*). Vzhledem k tomu, že nejranější větve této čeledi obsahují převážně africké linie, usuzuje se, že původ včel je právě v Africe (Danforth et al. 2006b).

Fylogeneze čeledi Melittidae není zcela jednoznačná. V některých studiích, ve kterých je zkoumána morfologie jak larev, tak dospělců není nalezena jediná synapomorfie, která by značila, že tato čeleď je monofyletická (například Roig-Alsina a Michener, 1993). Také v některých dalších studiích založených na velmi rozsáhlých molekulárních i morfologických datech nelze monofylii u Melittidae určit zcela jasně (například Danforth et al. 2006a). Podle Michenera (2007) a Brothorse (1999) jsou Melittidae parafyletická skupina ze které vznikly L-T bees, zatímco Branstetter et al. (2017) udává tuto čeleď jako monofyletickou. V novějších studiích bylo zjištěno, že Melittidae jsou sesterskou čeledí pro všechny ostatní včely, tedy čeleď, ze které se ostatní včely vyvinuly (například Hedtke et al. 2013; Branstetter et al. 2017).



## 5.2 Megachilidae – čalounicovití

Čeď Megachilidae patří mezi dlouhojazyčné včely a čítá více jak 4000 druhů (Ascher & Pickering, 2017), a je to tedy druhá nejpočetnější čeď. Tyto samotářsky žijící včely můžeme najít od suchých oblastí až po tropy na všech kontinentech mimo Antarktidu (Gonzalez et al. 2012). Jsou zajímavé velkou rozmanitostí ve způsobu stavby hnízd. Využíváním různých materiálů, jako například bláta, listů (celých i rozžvýkaných), šterku nebo rostlinné pryskyřice (Danforth et al. 2012; Gonzalez et al. 2012). Některé včely z tribu Anthidiini vytváří komůrky pro larvy, které vypadají jako vlna a jsou vyrobeny z rostlinných trichomů (Gonzalez et al. 2012). Právě vlastnost využívat při stavbě hnízda různé cizí materiály je pravděpodobně jedním z faktorů, který dal vzniknout velké rozmanitosti této čeledi (Litman et al. 2011). Další vytváří hnízda ve stoncích rostlin, prázdných ulitách hlemýžďů, nebo v prázdných chodbách hmyzu a mohou stavět i nechráněná hnízda na kamenech apod. (Müller et al. 1997 v Litman et al. 2016).

Jedním ze znaků Megachilidae je, že mají sběraček na pyl na bříše, zatímco ostatní včely jsou takzvaně „nohosběrné“ - sbírají pyl pomocí chloupků na třetím páru končetin (Straka et al. 2007).

Najdeme zde také kleptoparazitické včely, které jsou zastoupeny v tribech Dioxyini, Anthidiini, Osmiini a Megachilini (Sedivy et al. 2013). Dokonce všichni zástupci tribu Dioxyini jsou parazitičtí (Gonzalez et al. 2012).

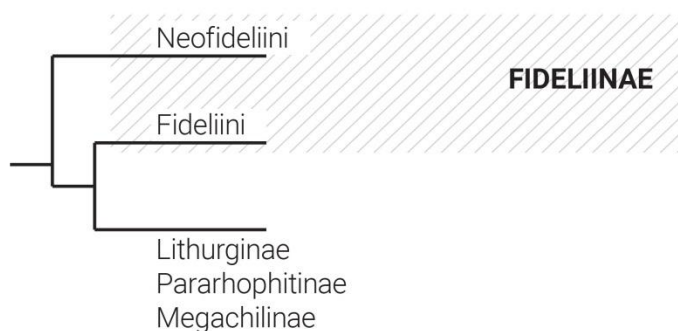
Tato čeď je uznána jako monofyletická (Danforth et al. 2006a), ovšem fylogenetické vztahy v této čeledi nejsou úplně jasně vyřešeny (Gonzalez et al. 2012). Tato čeď se tradičně dělila na dvě podčeledi – na druhy nepočetnou podčeď Fideiinae a Megachilinae (Roig-Alsina & Michener, 1993; Michener, 2007). Fideiinae se tak dělí na dvě linie a to Pararophitini a Fideiini. Některé novější studie rozdělují Megachilidae na čtyři podčeledi: Megachilinae, Fideiinae, Pararhophitinae a Lithurginae (například Gonzalez et al. 2012; Engel, 2005). Michener (2007) tedy rozlišuje dvě podčeledi a osm tribů (včetně již vymřelého tribu Protolithurgini). Zahnuje Pararhophitini do podčeledi Fideiinae, ale udává, že by to také mohly být dvě samostatné podčeledi. Tribus Lithurgini je podle něj sesterský tribus Megachilinae. Engel (2004) upravuje podčeď Fideiinae a rozděluje ji na dva triby: Fideiini a nový tribus Neofideiini.

Gonzalez et al. (2012) rozděluje Megachilidae na čtyři již zmiňované podčeledi. V podčeledi Lithurginae rozlišuje tribus Lithurgini a Protolithurgini (vymřelý tribus) a v podčeledi Megachilinae rozlišuje triby Anthidiini, Osmiini, Ctenoplectrellini (vymřelý

tribus), Dioxyini, Glyptapini (vymřelý tribus), Megachilini a nový tribus Aspidosmiini. Na rozdíl od Engel (2004 a 2005) nerozeznává v podčeledi Fideliinae tribu Fideliini a Neofideliini. Packer et al. (2017) tribus Neofideliini opět uvádí a dokonce podle výsledků molekulárních dat ho určuje jako sesterskou skupinu pro ostatní Megachilidae (Obrázek 3). Lithurginae, Pararhophitinae a Megachilinae vytváří podle této studie jasně monofyletickou skupinu. Po kombinaci molekulárních dat s morfologickými, se jeví podčeď Fideliinae jako sesterská pro tři zbývající podčeledi (Obrázek 4). Z výsledků nelze rozhodnout o tom, která z verzí (Obrázek 3 a 4) je přijatelnější.

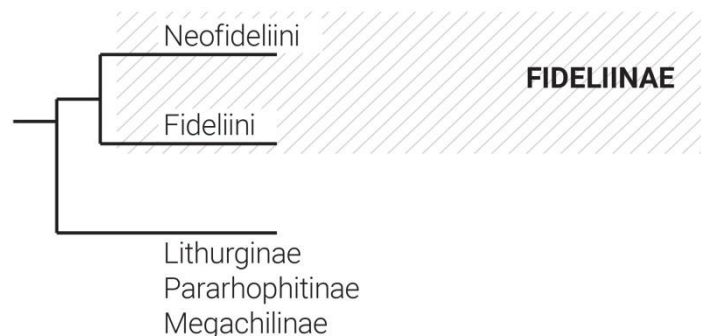
**Obrázek 3: Dělení čeledi Megachilidae podle výsledků analýzy molekulárních dat podle Packer et al. 2017**

### MOLEKULÁRNÍ ANALÝZA



**Obrázek 4: Dělení čeledi Megachilidae podle výsledků analýzy molekulárních dat v kombinaci s morfologickými daty podle Packer et al. 2017**

### MOLEKULÁRNÍ ANALÝZA + MORFOLOGIE



### 5.3 Apidae – včelovití

Apidae je největší včelí čeleď, čítající přes 5800 druhů (Ascher & Pickering, 2017). Jejich hlavní výskyt je soustředěn ve Střední a Jižní Americe a v orientální oblasti. Do této čeledi patří včela medonosná (*Apis mellifera*), která je hlavním opylovačem využívaným lidmi.

Spolu s Megachilidae se řadí mezi L-T bees. Apidae mají jen jeden znak který je charakteristický pro všechny zástupce této čeledi a to počet ovariol v ováriu u samic a tubulů v testis samců. U Apidae jsou čtyři a víc (někdy dokonce patnáct), u všech ostatních včel jsou tři (Michener, 2007).

Chování je u Apidae velmi různorodé, je to nejdiverzifikovanější čeleď. Najdeme zde jak soliterní, tak vysoce sociální druhy s rozdělením na kasty. Najdeme zde i velký počet parazitických druhů, dokonce jednu celou podčeleď, jejíž všichni zástupci jsou kleptoparazité a to Nomadinae, tzv. kukaččí včely (Michener, 2007; Straka & Bogusch, 2007).

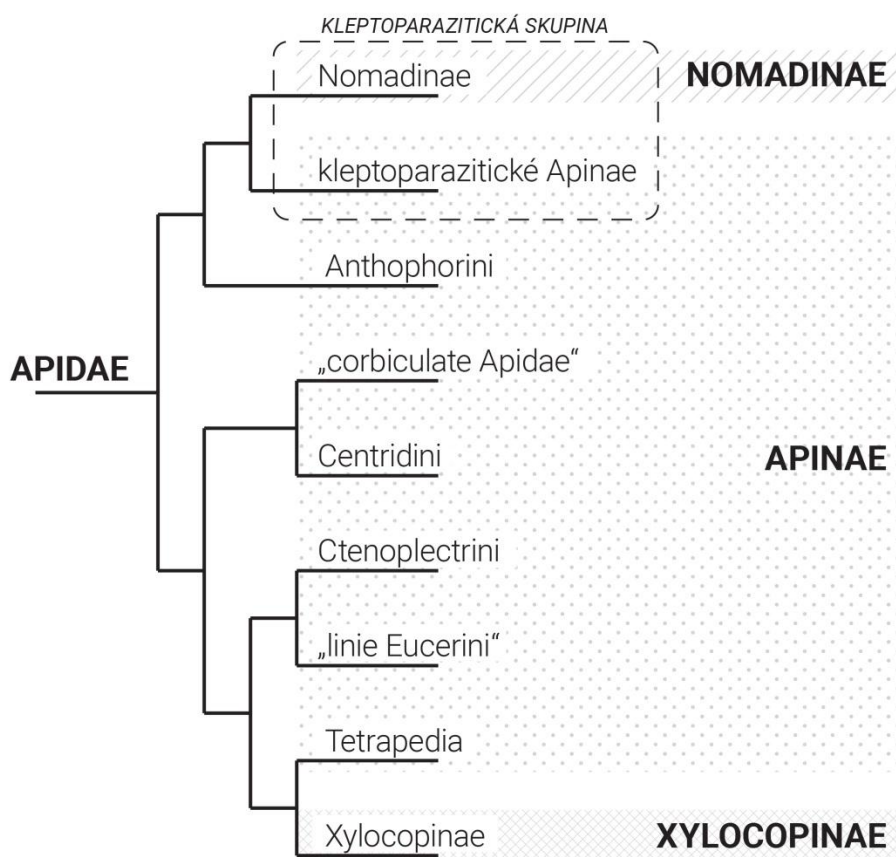
Kleptoparazitismus se podle výzkumu na larválních znacích u Apidae vyvinul pravděpodobně šestkrát (Straka & Bogusch, 2007), podle novější molekulární studie dokonce jen čtyřikrát (Cardinal et al. 2010). Právě kleptoparazitické včely způsobovaly problémy v určování vztahů uvnitř Apidae pomocí morfologických znaků a to kvůli sklonu parazitických druhů k vytváření podobných (ovšem konvergentních) struktur.

Roig Alsina & Michener (1993) rozdělují na základě morfologických znaků dospělců Apidae do tří podčeledí: Xylocopinae, Nomadinae a Apinae. V práci uvádí, že se některé znaky parazitických druhů zřejmě vyvinuly konvergentně. Pro určení vztahů na nižších úrovních fylogenetického stromu (triby, rody) je vhodné použít morfologické znaky larev (Straka & Bogusch, 2007). Cardinal et al. (2010) vytvořili molekulární studii, ve které mimo jiné určili, že celá podčeleď Nomadinae a většina kleptoparazitických skupin Apinae (což dělá z Apinae jasně parafyletickou skupinu) vytváří monofyletickou skupinu, která zahrnuje 99 % kleptoparazitických druhů z čeledi Apidae. Jediné kleptoparazitické včely z čeledi Apidae, které nejsou do této skupiny zahrnuty, jsou *Aglae* a *Exaerete* z tribu Euglossini a *Ctenoplectrina* z tribu Ctenoplectrini. Této parazitické skupině přiřazují jako sesterskou skupinu tribus Anthophorini (Apinae). Ostatní Apidae rozdělují na tři celky, 1. celek tvoří tzv. košíčkaté včely čeledi Apidae (corbiculate Apidae) (kam patří triby Meliponini, Bombini, Euglossini a Apini) a pro ně sesterský tribus Centridini, 2. celek tvoří tribus Ctenoplectrini a tzv. „linie Eucerini“ (Silveria, 1993 v Danforth et al. 2013), kam patří triby Exomalopsini, Emphorini, Tapinotaspidini, Ancylini a Eucerini. Poslední celek je tvořen rodem *Tetrapedia*

(Apinae) a podčeledí Xylocopinae (Obrázek 5).

Čeď je uváděna jako monofyletická skupina (Danforth et al. 2006a).

Obrázek 5: Rozdělení čeledi Apidae na skupiny podle Cardinal et al. 2010.



#### 5.4 Andrenidae – pískorypkovití

Andrenidae je celkem rozsáhlá čeď čítající skoro 3 tisíce druhů (Ascher & Pickering, 2017). Vyskytují se na všech kontinentech mimo Austrálie a téměř nejsou v tropické Asii a obecně v tropických oblastech je výskyt vzácnější, pouze pár druhů žije v subsaharské Africe (Michener, 2007). Hodně druhů nalezneme v mírných a suchých oblastech západní polokoule, hlavně v Severní a Jižní Americe. Rod *Andrena* najdeme v mírných oblastech na severu téměř všude (Michener, 2007).

Všechny rody z této čeledi hnízdí v zemi a jsou solitérní. Vajíčka kladou na připravenou potravu. Mají hodně ochlupenou hrud' a zadeček. Hodně druhů je oligolektických

(Michener, 2007), což dělá z těchto včel skvělý objekt pro studium koevoluce včel a kvetoucích rostlin.

Nejvýraznější znak, který odlišuje Andrenidae od ostatních včel jsou dva švy vedoucí pod každým tykadlem. Pouze pár mexických druhů má pouze jeden subantenální šev a u některých druhů je díky zbarvení špatně rozeznatelný (Michener, 2007; Straka et al. 2007).

Čeď Andrenidae je v současnosti uváděna jako sesterská čeď pro skupinu zahrnující Halictidae, Stenotritidae a Colletidae (Danforth et al. 2006b; Hedtke et al. 2013). Ale například v Debevec et al. (2012) se Andrenidae jeví jako sesterská čeď pro čeď Melittidae, nebo jako sesterská pro všechny ostatní včely (mimo Melittidae). Tyto výsledky však nemají silnou podporu.

Michener (2007) dělí tuto čeď na podčeledi Alocandreninae, Andreninae, Panurginae (Tu rozděluje ještě na 7 tribů) a Oxaeinae. Dnes se dělí na podčeledi tři (Alocandreninae se již mezi podčeledi neřadí) (Hedtke et al. 2013). Oxaeinae jsou tak odlišné od ostatních podčeledí, že byly s oblibou řazeny mezi jiné včely (například mezi Colletidae, kterým jsou podobné), nebo jsou řazeny na úroveň čeledi (Rozen, 1965). Podle Alexandera a Michenera (1995) patří Oxaeinae mezi Andrenidae, ačkoliv v některých analýzách vychází i Stenotritidae jako jejich součást.

S fylogenezí Andrenidae bývají problémy, a to hlavně proto, že Andreninae jsou podle Alexandera a Michenera (1995) parafyletická skupina, ze které vznikly Oxaeinae a Panurginae.

## 5.5 Halictidae – ploskočelkovití

Je to druhá největší včelí čeď čítající více jak 4400 druhů (Ascher & Pickering, 2017). Jsou to jedny z nejběžnějších včel, mimo Antarktidy je najdeme na všech kontinentech (Danforth et al. 2008)

Vytvářejí si hnízda v zemi, někdy v tlejícím dřevě. Způsob stavby hnízda a chování jsou různé v rámci každé podskupiny (Michener, 2007). Nalezneme zde i oligolektické druhy (Danforth et al. 2008). U velké části druhů se vyskytuje nějaký druh parazitismu (Danforth et al. 2008; Gibbs et al. 2012). Halictidae jsou zajímaví pro svou rozmanitost v rámci sociálního chování. Najdeme zde jak solitérní druhy, tak druhy, které hnízdí společně, semi-sociální i eusociální, a proto jsou vhodnou čeledí pro výzkum evoluce sociálního chování (Danforth et al. 2008).

Dělí se do čtyř podčeledí: Halictinae, Rophitinae, Nomioiinae, Nomiinae (Danforth

et al. 2004; Michener, 2007; Danforth et al. 2008). Bazální skupinou této čeledi je podčeď Rophitinae, kde je velká část druhů oligolektických (Patiny et al. 2008). Nomioidinae se někdy řadili jako tribus Halictinae (Peshenko, 1999; Engel, 2005). Halictidae jsou uznány jako monofyletická čeleď (Alexander & Michener, 1995; Danforth et al. 2006a) včetně všech čtyř podčeledí (Danforth et al. 2004; Peshenko, 1999). Patiny et al. (2008) zavádí v podčeledi Rophitinae 4 triby (Penapini, Conanthalictini, Xeralictini a Rophitini). Zatímco Michener (2007) rozděluje podčeď Halictinae na dva triby (Halictini a Augochlorini), Danforth et al. (2004) k nim za pomoci molekulární analýzy přidává další tři (Thrinchostomini, Caenohalictini a Sphecodini).

## 5.6 Colletidae – hedvábnicovití

Čeleď čítající více jak 2600 druhů (Ascher & Pickering, 2017) je morfologicky velmi rozmanitá a převážně se vyskytující na jižní polokouli, hlavně v mírných částech Austrálie a na jihu Jižní Ameriky (Almeida & Danforth, 2009), poměrně málo zastoupená je ve vlhkých, tropických částech světa (Michener, 2007).

Mají hodně znaků, které je odlišují od ostatních včel. Synapomorfii Colletidae je látka kterou využívají na tvorbu komůrek v hnízdě, která je podobná celofánu (Michener, 2007; Almeida & Danforth, 2009). Tato látka je společným produktem Dufouroy žlázy (která ústí na zadečku) a slinné žlázy (Straka et al. 2007). Další synapomorfii je unikátní intron v F1 kopii elongačního faktoru 1 $\alpha$ , který u Colletidae objevili Brady & Danforth (2004). Také zjistili, že tento intron se nevyskytuje v žádné další jiné skupině včel, což podporuje monofylii Colletidae a zároveň vylučuje z této čeledi Stenotritidae, která byla často mezi Colletidae řazena.

Michener (2007) dělí tuto čeleď na 5 podčeledí, zatímco Almeida & Danforth (2009) dávají dvěma Michenerovým tribům (Paracolletini a Scraptrini) statut tribu a dělí Colletidae do sedmi podčeledí: Diphaglossinae, Colletinae, Euryglossinae, Hylaeinae, Paracolletinae, Scrapperinae, a Xeromelissinae. Jediná podčeď rozdělená do tribů jsou Diphaglossinae. Dělí se na Caupolicanini, Diphaglossini a Dissoglottini (Almeida & Danforth, 2009). Na základě morfologie, chování a rozsáhlých molekulárních dat je zjištěno, že tato čeleď je monofyletická (Danforth et al. 2006a; Almeida & Danforth, 2009; Danforth et al. 2012). Almeida & Danforth (2009) podporují monofylii i u všech uznávaných podčeledí, mimo Paracolletinae - proto zvažují oddělení skupiny *Callomelitta* do samostatné podčeledi. Původně se tyto včely řadily mezi Paracolletinae, v tomto případě by se z nich stala sesterská

skupina podčeledi Paracolletinae. Almeida et al. (2012) používá pro zástupce podčeledi Paracolletinae název podčeledi Neopasiphaeinae (mimo *Paracolletes* – ty zůstávají samostatně jako sesterské Diphaglossinae).

Dříve byla tato čeleď považována za bazální skupinu včel (Michener, 1944), mimo jiné díky tomu, že samice a většina samců má rozvětvenou glosu (Danforth et al. 2006b), což je znak, který sdílí Colletidae s kutilkami. Tento znak ovšem vznikl pro aplikaci látky podobné celofánu (Danforth et al. 2012). Jedná se tedy o konvergentní znak, tudíž ho nelze využít pro určení příbuznosti. Pokud by byly bazální skupinou Colletidae, znamenalo by to, že včely mají původ v Austrálii nebo v Jižní Americe a že původně byly částečně oligolektické a částečně polylektické (Danforth et al. 2006b). Hypotézu, že tato čeleď není bazální čeledí, podporují například Hedtke et al. 2013.

Alexander a Michener (1995) řadí jako bazální skupinu čeledi Colletidae podčeleď Diphaglossinae. Hylaeinae a Xeromelissinae jsou podle nich sesterské skupiny. Někdy se k nim ještě řadí Eurygossinae a někdy Scaptrini z podčeledi Colletinae (dnes samostatná podčeleď). Euryglossinae mají některé synapomorfie s Hylaeinae, což naznačuje jejich příbuznost. Z některých analýz vychází Euryglossinae jako bazální skupina čeledi Colletidae, které byly označovány dokonce za bazální skupinu úplně všech včel, což podporuje například omezení jejich výskytu na Austrálii, to, že jim chybí scopa a mají neobvykle krátký sosák. Některé morfologické znaky jsou podobné kutilkám, což podporovalo domněnku, že Euryglossinae jsou bazální skupinou včel (Michener, 2007). Michener (2007) tvrdí, že krátký sosák je přizpůsobení australské květeně a chybějící scopa je synapomorfie s Hylaeinae. Podčeleď Hylaeinae, která díky tomu, že je podobná kutilkám, byla taktéž považována za primitivní (Michener, 2007).

## 5.7 Stenotritidae

Nejmenší čeleď, ve které je známo pouze 21 druhů (Ascher & Pickering, 2017) ve dvou rodech - Stenotritus a Ctenocolletes (Michener, 2007; Danforth et al. 2013). Výskyt této čeledi se omezuje na Austrálii (Michener, 2007). Patří mezi S-T bees.

Jsou to robustnější, hodně chlupaté včely, které hnízdí v zemi a žijí soliterně. Larva nelze morfologicky odlišit od larev některých Colletinae (Michener, 2007). Specializují se výhradně na čeleď myrtovité (Myrtaceae).

Monofylii této čeledi je podporuje například Hedtke et al. (2013). Čeleď Stenotritidae byla běžně řazena mezi Colletidae, jako sesterská Oxaeinae (Andrenidae). Michener (2007)

říká, že je klidně možné, že tato čeleď je bazální skupinou včel. Podle Alexandera a Michenera (1995) jsou tyto včely natolik odlišné od všech ostatních včel, že není důvod je řadit do blízkosti jakékoliv jiné včelí čeledi. Novější studie jasně podporují jejich samostatnost (například Alexander a Michener, 1995; Danforth et al. 2006a; Hedtke et al. 2013). Stenotritidae se řadí mezi S-T bees a jsou sesterskou skupinou čeledi Colletidae (Hedtke et al. 2013).

## 6 Závěr

Pro určování fylogenetických vztahů mezi včelami se v posledních desetiletích velmi často využívají analýzy molekulárních dat. Na jejich základě můžeme lépe odhadnout například biogeografický původ včel, který je pravděpodobně na území dnešní Afriky. To proto, že za bazální skupinu včel se udává čeleď Melittidae, která má původ právě tam. V době, kdy byla využívána pouze data morfologická, převládal názor, že bazální skupinou jsou Colletidae a že tedy mají včely původ v Austrálii nebo v Jižní Americe.

Molekulární data v kombinaci s fosilními záznamy nám mohou pomoci určit, jak včely původně vypadaly a tedy která vlastnost je u nich původní, a která odvozená. Například zda je původním stavem u včel oligolektie (což je názor, ke kterému se dnes spíše přikláníme), nebo zda byly původně generalisté na květy hostitelských rostlin.

Dalším údajem, který je podporován spoustou studií je samostatnost čeledi Stenotritidae a její sesterský vztah s čeledí Colettidae, se kterou tvoří nejodvozenější skupinu recentních včel. V roce 1995 Alexander a Michener vrací čeleď Oxaeidae zpět na úroveň podčeledi a od té doby panuje shoda ve výčtu sedmi čeledí včel. Názor na vztahy mezi jednotlivými čeleděmi se s využitím molekulárních dat také nijak výrazně neměnil. Jako bazální skupina je uváděna čeleď Melittidae a jako nejodvozenější čeledi Stenotritidae a Colletidae.

Shoda panuje i na umístění včel v nadčeledi Apoidea a v jejich původu v čeledi Crabronidae.



## 7 Seznam použité literatury

\*sekundární citace

- Alexander BA & Michener CD. 1995.** Phylogenetic studies of the families of short-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin* 55.
- Almeida EA & Danforth BN. 2009.** Phylogeny of colletid bees (Hymenoptera: Colletidae) inferred from four nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50:2, 290-309.
- Almeida EA, Pie MR, Brady SG, Danforth BN. 2012.** Biogeography and diversification of colletid bees (Hymenoptera: Colletidae): emerging patterns from the southern end of the world. *Journal of Biogeography*, 39:3, 526-544.
- Ascher JS, Danforth BN, Ji S. 2001.** Phylogenetic utility of the major opsin in bees (Hymenoptera: Apoidea): a reassessment. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19:1, 76-93.
- Ascher JS & Pickering J. 2017.** Discover life: bee species guide and world checklist (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). Available from: [http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea\\_species&flags=HAS](http://www.discoverlife.org/mp/20q?guide=Apoidea_species&flags=HAS) (access: 08/2017).
- Behjati S & Tarpey PS. 2013.** What is next generation sequencing? *Archives of Disease in Childhood-education and Practice*. 98: 236-238
- Bejerano G, Pheasant M, Makunin I, Stephen S, Kent WJ, Mattick JS, Haussler D. 2004.** Ultraconserved elements in the human genome. *Science*, 304:1321 – 1325
- Brady SG & Danforth BN. 2004.** Recent intron gain in elongation factor-1 $\alpha$  of colletid bees (Hymenoptera: Colletidae). *Molecular Biology and Evolution*, 21:4, 691-696.
- Brady SG, Litman JR, Danforth BN. 2011.** Rooting phylogenies using gene duplications: An empirical example from the bees (Apoidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60: 295-304.
- Brady SG, Sipes S, Pearson A, Danforth BN. 2006.** Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 273:1594, 1643-1649.
- Branstetter MG, Danforth BN, Pitts JP, Faircloth BC, Ward PS, Buffington ML, Brady SG. 2017.** Phylogenomic insights into the evolution of stinging wasps and the origins of ants and bees. *Current Biology*, 27:7, 1019-1025

- Brothers DJ. 1975.** Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to the Mutillidae. *University of Kansas Science Bulletin*.
- Brothers DJ. 1999.** Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta*, 28: 233-250.
- Cameron SA & Williams PH. 2003.** Phylogeny of bumble bees in the New World subgenus *Fervidobombus* (Hymenoptera: Apidae): congruence of molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 28:3, 552-563.
- Cardinal S & Danforth BN. 2013.** Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 280:1755, 2012-2686
- Cardinal S, Straka J, Danforth BN. 2010.** Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism. *Proceedings of the national Academy of Sciences*, 107: 16207-16211.
- \*Cockerell TDA. 1920.** Descriptions and records of bees. *Journal of Natural History*, 5:25, 113-119.
- Danforth BN, Brady SG, Sipes SD, Pearson A. 2004.** Single-copy nuclear genes recover Cretaceous-age divergences in bees. *Systematic Biology*, 53:2, 309-326.
- Danforth BN, Cardinal S, Praz C, Almeida EAB, Michez D. 2013.** The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. *Annual Review of Entomology*, 58:57-78
- Danforth BN, Eardley C, Packer L, Walker K, Pauly A, Randrianambinintsoa FJ. 2008.** Phylogeny of Halictidae with an emphasis on endemic African Halictinae. *Apidologie*, 39:1, 86-101.
- Danforth BN, Fang J, Sipes S. 2006a.** Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39: 358-372.
- Danforth BN, Sipes S, Fang J, Brady SG. 2006b.** The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103: 15118-15123.
- Debevec AH, Cardinal S, Danforth BN. 2012.** Identifying the sister group to the bees: a molecular phylogeny of Aculeata with an emphasis on the superfamily Apoidea. *Zoologica Scripta*, 41:5, 527-535.
- Downton M, Cameron SL, Dowavic JI, Austin AD, Whiting MF. 2009.** Characterization of 67 mitochondrial tRNA gene rearrangements in the Hymenoptera suggests that mitochondrial tRNA gene position is selectively neutral. *Molecular Biology and*

- Evolution*, 26: 1607-1617.
- Engel MS. 2004.** Fideliine phylogeny and classification revisited (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 77:4, 821-836.
- Engel MS. 2005.** Family-group names for bees (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates*, 1-33.
- Engel MS, Schultz TR. 1997.** Phylogeny and behavior in honey bees (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 90: 43-53.
- Gibbs J, Albert J, Packer L. 2012.** Dual origins of social parasitism in North American *Dialictus* (Hymenoptera: Halictidae) confirmed using a phylogenetic approach. *Cladistics*, 28: 195-207
- Gonzalez VH, Griswold, T, Praz, CJ, Danforth BN. 2012.** Phylogeny of the bee family Megachilidae (Hymenoptera: Apoidea) based on adult morphology. *Systematic Entomology*, 37: 261-286.
- Grimaldi D & Engel MS. 2005.** Evolution of the insects. *Cambridge University Press*.
- Hedtke SM, Patiny S, Danforth BN. 2013.** The bee tree of life: a supermatrix approach to apoid phylogeny and biogeography. *BMC Evolutionary Biology*, 13:1, 138.
- \***Kirby W.** 1802. *Monographia Apum Angliae*, U.K.: Privately published.
- Koulianos S, Schmid-Hempel R, Roubik DW, Schmid-Hempel P. 1999.** Phylogenetic relationships within the corbiculate Apinae (Hymenoptera) and the evolution of eusociality. *Journal of Evolutionary Biology*, 12:2, 380-384.
- Lanham UN. 1980.** Evolutionary origin of bees (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the New York Entomological Society*, 88:3, 199-209.
- \***Lepeletier de Saint-Fargeau ALM. 1835, 1841.** *Histoire Naturelle des Insectes—Hymenopteres*. 1835 1: 1-547, 1841 2: 1-680
- Litman JR, Danforth BN, Eardley CD, Praz CJ. 2011.** Why do leafcutter bees cut leaves? New insights into the early evolution of bees. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 278:1724, 3593-3600
- McGinley RJ. 1920.** Glossal morphology of the Colletidae and recognition of the Stenotritidae at the family level (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 539-552.
- Melo GAR. 1999.** Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the Crabronid wasps. *Natural History Museum, The University of Kansas*. 14: 15-55.
- Melo GAR & Gonçalves RB. 2005.** Higher-level bee classifications (Hymenoptera,

- Apoidea, Apidae sensu lato). *Revista Brasileira de Zoologia*, 22: 153-159.
- Michener CD. 1944.** Comparative external morphology, phylogeny and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 82:6.
- Michener CD. 2007.** The bees of the world. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore: 953pp.
- Michez D, Nel A, Menier J-J, Rasmont P. 2007.** The oldest fossil of a melittid bee (Hymenoptera: Apiformes) from the early Eocene of Oise (France). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 150: 701-709.
- Michez D, Patiny S, Danforth BN. 2009.** Phylogeny of the bee family Melittidae (Hymenoptera: Anthophila) based on combined molecular and morphological data. *Systematic Entomology*, 34: 574-597.
- Michez D, Patiny S, Rasmont P, Timermann K, Vereecken NJ. 2008.** Phylogeny and host-plant evolution in Melittidae s.l. (Hymenoptera: Apoidea). *Apidologie*, 39:1, 146-162.
- Minckley RL & Roulston TH. 2006.** Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*, The University of Chicago Press, Chicago and London, 69-98.
- Müller A. 1996.** Host-Plant Specialization in Western Palearctic Anthidine Bees (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Ecological Monographs*, 66: 235-257.
- \*Müller A, Krebs A, Amiet F. 1997.** Bienen. Mitteleuropäische Gattungen, Lebensweise, Beobachtung. Naturbuch-Verlag, Augsburg (in German).
- Packer L, Litman J, Praz CJ. 2017.** Phylogenetic position of a remarkable new fideline bee from northern Chile (Hymenoptera: Megachilidae). *Systematic Entomology*, 42:3, 473-488.
- Patiny S, Michez, D, Danforth BN. 2008.** Phylogenetic relationships and host-plant evolution within the basal clade of Halictidae (Hymenoptera, Apoidea). *Cladistics*, 24:3, 255-269.
- Peshenko YA. 1999.** Phylogeny and classification of the family Halictidae revised (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 104-123.
- Pilgrim EM, Von Dohlen CD, Pitts JP. 2008.** Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. *Zoologica Scripta*, 37: 539-560.
- Poinar GO Jr. & Danforth BN. 2006.** A fossil bee from early cretaceous burmese amber. *Science*, 314: 614-614.
- Ramirez SR, Roubik DW, Skov C, Pierce NE. 2010.** Phylogeny, diversification patterns and

- historical biogeography of euglossine orchid bees (Hymenoptera: Apidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 100:3, 552-572.
- \* **Robertson C. 1904.** Synopsis of Anthophila. *Canadian Entomologist* 36: 37-43.
- Roig-Alsina A & Michener CD. 1993.** Studies of the phylogeny and classification of long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *University of Kansas Science Bulletin*, 55:123–62
- Rozen JG. 1965.** The biology and immature stages of *Melitturga clavicornis* (Latreille) and of *Sphecodes albilabris* (Kirby) and the recognition of the Oxaeidae at the family level (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum Novitates*, 2224.
- Sedivy C, Dorn S, Müller A. 2013.** Evolution of nesting behaviour and kleptoparasitism in a selected group of osmiine bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108:2, 349-360.
- Sharkey MJ. 2007.** Phylogeny and classification of Hymenoptera. *Zootaxa*, 1668: e548.
- \***Smith F. 1853.** Catalogue of Hymenopterous insects in the collection of the British Museum. *London: British Museum*, 1.
- \***Silveira FA. 1993.** Phylogenetic relationships of the Exomalopsini and Ancylini (Hymenoptera: Apoidea). *Univ. Kans. Sci. Bull.* 55:163–73
- Straka J & Bogusch P. 2007.** Phylogeny of the bees of the family Apidae based on larval characters with focus on the origin of cleptoparasitism (Hymenoptera: Apiformes). *Systematic Entomology*, 32:4, 700-711.
- Straka J, Bogusch P, Přidal A. 2007.** Apoidea: Apiformes (včely). *Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum, 11: 1-300.*
- \***Thomson CG. 1872.** Skandinaviens Hymenoptera. *Lund: Berling*. 2: 1-286
- \***Tkalců, B. 1972.** Arguments contre l'interprétation traditionnelle de la phylogénie des abeilles (Hymenoptera, Apoidea). Première partie, introduction et exposés fondamentaux. *Bull. Soc. Entomol. Mulhouse*, 17-28.
- \***Westrich P. 1989.** Die wildbienen baden-württembergs. *Stuttgart: Ulmer*.
- Whitfield JB, Cameron SA. 1998.** Hierarchical analysis of variation in the mitochondrial 16S rRNA gene among Hymenoptera. *Molecular Biology and Evolution*, 15:1728-1743.
- \***Wilson EO. 1971.** The insect societies. *Cambridge, MA:Belknap Press of Harvard University*.