

Pestré chování včel – hmyz roku 2024

Včely patří mezi nejznámější a nejpobulárnější hmyz. Jsou zajímavé především díky své roli v ekosystémech, kde patří k nejnáznamnějším opylovačům, a také pestrému chování, spojenému s různorodou péčí o potomstvo a někdy i socialitou. Nejnáznamnějším druhem je určitě včela medonosná (*Apis mellifera*), která představuje zemědělsky jeden z nejdůležitějších druhů hmyzu vůbec. Ačkoli je původní v Africe i Evropě, dnes je chována v podstatě po celém světě. Chov včel medonosných přináší lidem med a další užitečné produkty, dopad včelařství na ekosystémy je ale různorodý, a především v oblastech, kde je včela medonosná nepůvodní, bývá často negativní. Do kontrastu s ní jsou obvykle dávány samotářské včely, u kterých žije v hnízdě jen jedna samice a stará se o veškeré potomstvo. Přestože samotářskou strategií má většina druhů včel, jejich hnízdní chování je mnohem pestřejší a kromě klasického samotářského a sociality včely medonosné existuje široká paleta dalších strategií. V letošním roce se Česká společnost entomologická rozhodla vyhlásit v rámci popularizační akce Hmyz roku nikoli jeden druh, ale celou skupinu – samotářské včely, aby upozornila, jak pestré chování mají, ale také proto, aby se dostaly do obecnějšího povědomí příčiny jejich ohrožení.

Včely patří mezi blanokřídlé (Hymenoptera), a to do skupiny žahadlových blanokřídlých (Aculeata). Společný předek všech blanokřídlých měl pravděpodobně larvu housenkovitého typu, která se živila listy rostlin. Dospělci se živili na květech. Tuto strategii můžeme sledovat např. u dnešních pilatek (Tenthredinidae), jejichž larvy se označují jako housenice. V evoluci blanokřídlých se ale vyvinula linie, která přešla na parazitický způsob života, kdy se larvy vyvíjejí v těle hostitele, tím bývá převážně jiný hmyz. Jelikož svého hostitele zpravidla zabijí, označujeme je jako parazitoidy. Parazitoidní strategie se vyskytuje u většiny druhů blanokřídlých, včetně např. většiny lumků (Ichneumonidae) a chalcidek (Chalcidoidea). Tímto způsobem obživy rovněž disponují nejbazálnější linie žahadlových blanokřídlých – Chrysoidea, tedy zlatěnky a jim příbuzné skupiny. U žahadlových blano-

křídlých došlo však k nevídané evoluční změně – ke ztrátě parazitického způsobu života larev. Parazitická minulost se ale neobešla bez následků. Larvy žahadlových jsou redukované – nemají viditelné končetiny a hlava je rovněž dosti zakrnělá. V důsledku toho jsou bezbranné, neschopné si samy zajistit potravu, a tudíž jsou odkázané na péči dospělců. Evolučně odvozenější linie žahadlových blanokřídlých nežijí jako parazitoidi, ale mají stále masožravé larvy. Patří k nim vosy (sršňovití – Vespidae), hrabalky (Pompilidae) nebo kutilky. Jednou ze skupin kutilek (řada čeledí, zejména Sphecidae a Crabronidae), u které se larvy adaptovaly na fytofágní způsob života, jsou včely (Anthophila). Příbuznost včel a kutilek se předpokládala již dříve, ale v současnosti byla na základě genomických dat dokonce potvrzena vnitřní pozice včel v rámci kutilek (Sann a kol. 2018).

Evoluce hnízdního chování

Žahadloví blanokřídlí se vyznačují výrazným dimorfismem v chování – zatímco samečci obvykle hynou brzy po spáření a nemají žádné další úkoly, samičky se věnují veškeré péči o potomstvo. Základním prvkem chování neparazitických žahadlových blanokřídlých je stavba hnízda – tedy místa pro bezpečný vývoj larev, kam dospělá samička (nebo samičky) nosí potravu. V evoluci hnízdění se nejdříve vyvinulo samotářské chování, kdy se jedna samička stará o všechno potomstvo. Několikrát nezávisle došlo ke vzniku různého typu sociálního chování, ale i k návratu k parazitismu a ojedinelé k zapojení samců do péče. Se vznikem hnízdního chování je spojena řada dalších vlastností této skupiny – především zásadní zvýšení kognitivních schopností. Hnízdící blanokřídlí musejí být dost chytrí na to, aby letěli několik stovek metrů od svého hnízda a následně se dokázali vrátit domů. Zároveň dlouhodobá péče o potomstvo vede k potenciálu dalšího rozvoje těchto schopností, neboť otevírá možnost pro komunikaci s potomstvem (chemickou nebo akustickou). Jde o dobrou preadaptaci pro vznik sociálního chování.

Spektrum hnízdního chování včel je v mnohém podobné chování vyskytujícímu se u dalších skupin žahadlových blanokřídlých, zejména pak vos či kutilek. Základní evoluční novinkou včel je ale přechod z živočišné potravy na rostlinnou (sběr pylu a nektaru). Většina hnízdících žahadlových blanokřídlých získává potravu lovem kořisti (převážně jiného hmyzu), kterou pak odnese do hnízda. Často jde o hodně velký úlovek, velikostně srovnatelný s predátorem. Nejbližšími příbuznými včel jsou kutilky z čeledi Ammoplantidae, jež sbírají naopak velmi drobnou kořist, jako jsou trásněnky (Thysanoptera).

- 1 Stopčik rodu *Pemphredon* patří mezi kutilky, které mají ke včelám relativně blízko. Hnízdí ve dřevě, stoncích rostlin a hmyzích háčkách. Svě larvy průběžně zásobuje mšicemi a často je hlídá až do jejich dospělosti. Foto H. Kříženecká
- 2 Typická zahradní včela pískorypka ryšavá (*Andrena fulva*). Létá na květy ovocných stromů, rybízu nebo angreštu. Na rozdíl od většiny z více než 130 druhů našich pískorypek se snadno pozná podle nápadného ochlupení a rezavě zbarvené hrudi a zadečku, přičemž zbytek těla má černý. Hnízdí spíše jednotlivě, vzácně ve větších agregacích. Foto P. Šípek





Dříve se předpokládalo také sesterské postavení čeledi Pemphredonidae (obr. 1), primárně specializované na mšice (Aphidoidea). Je tedy pravděpodobné, že přechodu ke sběru pylu předcházela specializace na malou kořist. Se sběrem pylu si včely vyvinuly řadu adaptací – např. větvené chlupy (séty), mezi něž se pyl lépe zachytává, nebo přímo specializované sběračky, které jsou tvořeny skupinou set a mohou být buď na zadních nohách, nebo zespodu zadečku. Pyl je podobně jako živočišná potrava nutričně bohatý, pro vývoj do dospělosti není třeba o mnoho více potravy, než kolik váží dospělá včela.

Diverzita hnízdního chování

u včel, hnízdní paraziti a péče samců

Již jsme uvedli, že většina druhů včel (asi 75 %) žije samotářsky, takže hnízdo využívá jenom jedna samice (obr. 2), která sama provádí všechny úkony – stavbu hnízda, zásobování potomstva potravou a případně obranu hnízda. Asi u 10 % včel se vyskytuje nějaká forma sociality, při níž v jednom hnízdě najdeme více samic. Socialita může ale vypadat různě, jak si ukážeme dále v textu. Zbýlých asi 15 % druhů si hnízda nestaví, klade vajíčka do hnízd jiných včel. Těmto druhům se říká kukaččí včely. Nejvzácnější strategií je péče obou rodičů, kdy samec a samice žijí společně v páru. Ta byla dosud zjištěna jen u čtyř druhů kyjorožek (*Ceratina*), včetně k. černoreté (*C. nigrolabiata*), vyskytující se i na území České republiky.

● Společenské včely

Za určitý předstupeň sociality lze považovat hnízdní agregaci – to je situace, kdy samotářské včely umístí hnízda těsně vedle sebe. K tomuto typu chování dochází např. u zednice rohaté (*Osmia cornuta*) nebo pískorypky vrbové (*Andrena vaga*). Hnízdní agregace vznikají často v důsledku nedostatku vhodných habitatů k hnízdění. Další příčinou je omezené šíření jedinců – pro samici včely je jednodušší zahnízdit blízko místa, kde se sama vylíhla, než hledat v krajině další podobné vhodné místo. Přestože má každá své hnízdo, může se občas stát, že se splete a navštíví hnízdo sousedky, případně může vedlejší hnízdo záměrně zabrat.

O něco komplexnějším stupněm sociálního chování je komunalita – uspořádání, kdy více samic sdílí společný vchod do hnízda, ale zároveň každá zásobuje vlastní komůrku, do nichž poté naklade vajíčka. Ve vstupní chodbě se ale samice setkávají a případně se mohou i střídát, která bude strážit vchod. Mezi komunální včely patří např. některé druhy pískorypek jako pískorypka modrolesklá (*A. agilissima*) nebo p. písčinná (*A. scotica*, obr. 3). U druhého zmíněného druhu může sdílet jeden vchod do hnízda až 600 samic.

Nejkomplexnějším typem chování je eusocialita. Při tomto uspořádání společenství se vyskytují v hnízdě samice, které se výrazně odlišují svým chováním. Jedna či více z nich zastává roli královny, tedy dominuje reprodukci, zatímco ostatní se

3 Pískorypka písčinná (*A. scotica*) patří k obtížněji poznatelným druhům.

Jde o polylektický druh (vyvíjí se na pylu z různých čeledí rostlin) a hnízdí na písčitém podkladu. Je zajímavá komunálním hnízděním – jeden vchod do hnízda sdílí mnoho samic. Foto J. Visser

4 Drvodělka fialová (*Xylocopa violacea*, viz obr.) patří s velmi podobným druhem drvodělkou velkou (*X. valga*) mezi naše největší včely. Samec na snímku se snadno odliší od samce drvodělky velké přítomností žlutého proužku na konci tykadla. Oba druhy jsou teplomilné a v posledních letech se u nás šíří (blíže Živa 2007, 6: 269). Foto H. Kříženecká

5 Ploskočelka šestipásá (*Halictus sexcinctus*) – významný druh včely, který řadíme k modelům sociobiologického výzkumu. Samec (na snímku) je výrazně štíhlejší než samice, má delší tykadla a žluté zbarvení končetin i přední část hlavy. Foto J. Visser

6 Čmelák klamavý (*Bombus confusus*) je silně ustupujícím druhem naší krajiny, přestože byl dříve běžný na většině území ČR. Utrpěl zejména vlivem intenzifikace zemědělství. Tento druh má jako jeden z mála teritoriální samce, kteří mají široké oči. Foto P. Šípek

7 Čmelák balkánský (*B. haematurus*) patří mezi čmeláky k výjimkám, protože mu vyhovuje teplé klima a v současnosti se šíří. Samec se pozná podle nápadného žlutého zbarvení, i samice má široký žlutý pruh přes zadeček. Foto P. Šípek



7



8



9



10

8 Kuželitky (*Coelioxys*) jsou kukaččí včely, parazitující na hostitelských včelách z čeledi čalounicovití (Megachilidae), kam i samy patří. Samice (na snímku) má nápadně zašpičatělý poslední článek zadečku, který slouží k proražení hostitelské komůrky. Foto J. Visser

9 Kukaččí včela s širokým hostitelským spektrem ruděnka obecná (*Sphecodes ephippius*). Parazituje samotářské i primitivně sociální druhy ploskočelek. Samice obvykle preferují stejného hostitele, u kterého prodělaly vývoj, podobně, jako je tomu u kukačky obecné (*Cuculus canorus*). Foto J. Visser

10 Smutilka obecná (*Melecta albifrons*), hnízdní parazit pelonosek (Anthophorini). Je nápadná světlými skvrnami na bocích zadečku a na rozdíl od většiny kukaččích včel i výrazně ochlupená. Foto H. Kříženecká

množí podstatně méně nebo vůbec, a zpravidla se věnují sběru potravy. Ve společenství se rovněž vyskytuje překryv generací – jedna dospělá samice je matkou jiných samic. Velikost eusociálních kolonií bývá velmi rozmanitá, od dvou samic po desetitisíce. Většina druhů vytvářejících jednoduchá společenství je fakultativně eusociální – jsou schopny samotářského i sociálního hnízdění. U některých druhů poznáme královnu a dělnici na první pohled, u jiných nejsou měřitelné rozdíly a liší se jen reprodukčním úspěchem. Existují tři hlavní linie včel, u nichž vznikla

eusocialita, a zástupci všech těchto linií žijí i u nás. Jde o košíčkové včely, kam patří včela medonosná a čmeláci (*Bombus*), dále o včely podčeledi Xylocopinae a třetí linii tvoří včely z čeledi ploskočelkovití (Halictidae).

Včely z podčeledi Xylocopinae mají nejednodušší socialitu. V této skupině je většina druhů fakultativně eusociálních, stejně jako společný předek celé skupiny. V rámci evoluce došlo však několikrát nezávisle k návratu ke striktně samotářskému chování. Příkladem je na našem území se šířící drvodělka fialová (*Xylocopa violacea*, obr. 4) nebo kyjorožka černá (*C. cucurbitina*). U dalších druhů se sice eusocialita vyskytovat může, ale jen v malém podílu hnízd. Typickým příkladem jsou u nás žijící kyjorožka modravá (*C. cyanea*) a k. zeleňavá (*C. chalybea*), které zakládají sociální hnízda jen asi v 5 % případů. Kolonie u podčeledi Xylocopinae jsou malé, bývají tvořené dvěma a vzácně více samicemi. Rovněž v nich probíhá neobvyklá dělba práce – zatímco reprodukčně dominantní samice se věnuje i sběru potravy, reprodukčně podřízená samice slouží jako pasivní hlídač hnízda před predátory a parazitoidy. Královnu a dělnici nepoznáme podle velikosti ani tvaru, ale královna mívá odřenější křídla kvůli většímu pracovnímu nasazení a často i vyššímu věku.

Ploskočelkovití jsou včely hnízdící převážně v zemi. Ploskočelky mají velmi pestré chování – najdeme mezi nimi druhy striktně soliterní, komunální, fakultativně

i obligátně eusociální. V rámci evoluce se u nich eusocialita vyvinula jednou či dvakrát, zároveň ale mnohokrát nezávisle došlo k přechodu zpět k samotářskému chování. Královnu a dělnici zpravidla poznáme podle velikosti. Ovšem i dělnice mohou klást neoplozená vajíčka, z nichž se vylíhnou samci, a po spáření mohou klást i vajíčka oplozená. Dělnice obvykle spáření nejsou, protože v době, kdy se vylíhnou, je nedostatek samců. U většiny eusociálních druhů zakládá královna ploskočelky hnízdo na jaře a poté sama zásobuje první komůrky. Hnízdo hlídá, dokud se nevylíhnou dělnice, které pak zásobují komůrky druhé generace potomků – budoucích královen a samců. Samci se líhnou na konci léta, páří se a poté hynou, zatímco samice si najdou nebo vyhrabou dutinu v půdě, kde přezimují. Sociální chování ploskočelek se může také lišit podle zeměpisné šířky. Ploskočelka šestipásá (*Halictus sexcinctus*, obr. 5) je ve střední Evropě samotářská, případně komunální s pouze jednou generací za rok, naopak v jižní Evropě s delší vegetační sezónou může být i eusociální.

Nejkomplexněji sociální včely patří do skupiny košíčkatých včel. V ČR žijí včela medonosná a čmeláci, v tropických oblastech jsou ale dominantní bezžihadlové včely (Meliponini) neboli mednatky. Včela medonosná vytváří mnohaleté kolonie čítající královnu a desetitisíce dělnic. Čmeláci mají jednoletá společenství, která zakládá královna na jaře. Poté se stará o první

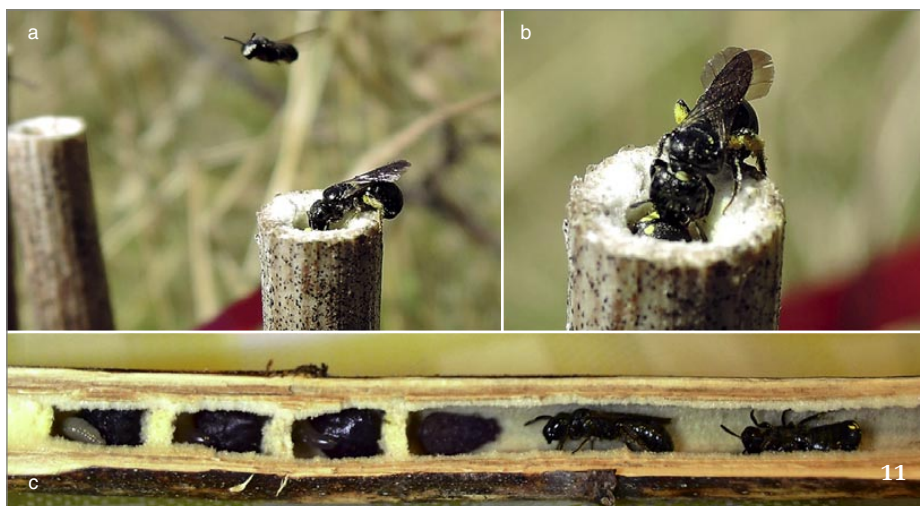
snůšku potomstva, z něhož vychová první generaci dělnic. Dělnice přebírají sběr potravy a péči o potomstvo, zatímco královna se nadále věnuje jen kladení vajíček. Na konci léta se líhnou nové královny i samci a páří se spolu. Samci brzy umírají, zatímco královny se zahrabou do půdy či mrtvého dřeva k přezimování. Čmeláci jsou primárně chladnomilnou skupinou. Mají centrum diverzity v horách mírného pásu a také u nás žije řada druhů v horách. Mnozí čmeláci, jako např. čmelák klamavý (*B. confusus*, obr. 6), jsou tak dnes ohroženi nejen z důvodu úbytku vhodných stanovišť, ale i v důsledku klimatické změny. V intenzivně obhospodařované zemědělské krajině přežije jen několik málo druhů. Pouze výjimečně některým oteplování klimatu prospívá – např. čmelákoví balkánskému (*B. haematurus*, obr. 7), který se v poslední době šíří na sever a před několika lety byl objeven na jižní Moravě jako nový druh pro Českou republiku.

● Včelí kukačky

Většina druhů včel staví hnízda a sbírá do nich potravu, ať již žijí samotářsky, nebo eusociálně. Asi 15 % druhů celosvětově, a dokonce čtvrtina druhů vyskytujících se na našem území, si hnízdo nestaví, ale klade vajíčka do hnízd jiných druhů včel. Včely s touto strategií, které parazitují u samotářských druhů, se označují jako kukaččí. V souvislosti se ztrátou hnízdních instinktů u nich došlo ke změnám v celkovém vzhledu a ztrátě některých typických struktur. Rovněž proběhla úprava aparátu ke kladení vajíček, která jsou v porovnání s vajíčky stejně velkých hnízdících druhů menší. Kukaččí včely se snaží vloupat do hostitelského hnízda během nepřítomnosti hostitelské samice. Vajíčka kladou do stěny hnízdní komůrky a zamaskují je sekretem přídatných žláz. U většiny našich kukaččích včel se larva z vajíčka vylhne velmi rychle a ozbrojena silnými kusadly zahubí hostitelské vajíčko nebo mladou larvu, pokud tak již neucínila samice při kladení. Poté se larva přemění na druhé stadium (instar), které má již ústní ústrojí uzpůsobené k příjmu potravy, a žije se na zásobách pylu a nektaru původně určených pro hostitelskou larvu.

Ke vzniku výhradně parazitických linií došlo v evoluci včel asi dvacetkrát nezávisle na sobě, pravděpodobně z vnitrodruhového parazitismu, kdy si v rámci jednoho druhu jedinci často násilně obsazují (uzurpují) hnízda. Zajímavou strategií vykazují některé kuželitky (*Coelioxys*, obr. 8) z čeledi čalounicovití (Megachilidae). Samička proniká ostrým hrotovitým zadečkem skrz hliněnou stěnu komůrky a umístí vajíčko k pylovým zásobám, přičemž otvor následně zamaskuje. Larva se nejprve krmí na pylových zásobách a v další fázi usmrtí hostitelské vajíčko. Pokud samice kuželitky naklade do jedné hnízdní buňky více vajíček, larvy se vzájemně pozabíjejí a poslední přeživší dokončí vývoj na zbytku pylových zásob. Naopak příbuzné kukaččí včely smutěnky (*Stelis*) hrot na zadečku postrádají a pronikají v nepřítomnosti hostitele přímo do ještě neuzavřených plodových komůrek.

Řada ruděnek (*Sphecodes*, obr. 9), parazitujících na sociálních ploskočelkách z čeledi Halictidae (přítom samy patří do



11 Kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*) je jedním z mála druhů včel, u kterého o potomstvo pečují oba rodiče. Samice přilétla s nákladem pylu a snaží se přesvědčit samce, aby ji pustil do hnízda. Okolo letící samec hledá hnízdo s nezadanou samicí (a). Samice se snaží přesvědčit samce škrábáním na jeho zadeček (b). Průřez hnízdem kyjorožky (c). Vlevo komůrky s pylem a potomky, vpravo samec a samice. Foto V. Bureš a M. Mikát

stejně čeledi), se naopak s hostiteli často střetává a chová se k nim velmi agresivně. Mnohdy se stává, že samice ruděnky musí zahubit většinu členů hnízda, než pronikne dovnitř k hnízdním komůrkám. Často mají k tomuto účelu upravená kusadla. Naopak druhy, které parazitují samotářské hostitele, nejsou tak agresivní a nechávají hostitelskou samici na pokoji nebo ji jen vyženou. Ruděnky nejprve v letu najdou hnízdiště včel, kde přistanou, pobíhají po zemi a pátrají po hnízdech hostitelů. Naopak nomády (*Nomada*) z čeledi včelovití (Apidae) hledají hostitelská hnízda specifickým pátravým letem, během kterého dokážou stát v letu na místě. Nomády jsou nejpočetnějším rodem kukaččích včel na světě a jenom u nás jich žije kolem 70 druhů. Jejich hlavními hostiteli jsou již zmíněné pískorypky, které si na obranu zasypávají vchod do hnízda, když odlétají sbírat pyl. Kromě nomád tu máme i řadu dalších rodů kukaččích včel z podčeledi Nomadinae. Nápadná je smutilka obecná (*Melecta albifrons*, obr. 10), parazitující u pelonosek, nejčastěji pelonosky hluchavkové (*Anthophora plumipes*). Smutilka se do hostitelských komůrek prokousuje přes hliněné přepážky a po nakladení vajíčka je opět uzavírá zeminou zvlhčenou sekretem. Při kontaktu s hostitelem na sebe výstražně hrozí žihadly, ale smutilka hnízdo opouští a vydává se hledat další.

Pokud žijí parazitické druhy v hnízdech sociálních druhů včel a zároveň využívají práci hostitelských dělnic ve svůj prospěch, pak je označujeme jako sociální parazity. Příkladem jsou pačmeláci (*Bombus*), kteří parazitují u čmeláků a dříve byli řazeni do samostatného rodu *Psythirus*. Na základě molekulárních fylogenetických dat však bylo zjištěno, že tvoří vnitřní skupinu čmeláků, postrádají ale sběrací košíček a voskové žlázy. Jednotlivé druhy pačmeláků rela-

tivně přesně napodobují zbarvení svých hostitelů, např. pačmelák cizopasný (*B. rufpestris*) čmeláka skalního (*B. lapidarius*). Samice má nápadně zahnuté žihadlo, kterým po proniknutí do hnízda zabije královnu a hnízdo si přisvojí. Pačmeláci nemají kastu dělnic, samice kladou rovnou vajíčka, z nichž se vylhne pohlavní generace samců a samic. O jejich vývoj se starají hostitelské dělnice.

● Péče obou rodičů

Samci u většiny druhů včel brzy po spáření hynou, a tudíž nemají možnost o své potomstvo pečovat. U některých druhů, např. u vlnařek (*Anthidium*), přežívají sice déle, ale většinu dospělého života tráví obhajováním teritorií, kde čekají na samice a do péče se nezapojují. Neúčinnost včelích samců se dostala i do všeobecného povědomí a slovo trubec je synonymem pro budižkničemu. Existence včel žijících v párech nebyla dlouho známá, a to až do objevu biparentální péče (obou rodičů) u kyjorožky černoreté (Mikát a kol. 2019). U tohoto druhu žijí samice a samec pospolu. Zatímco samice vylétá ven pro potravu, samec sedí ve vchodu hnízda a chrání ho před přirozenými nepřáteli (obr. 11). Pokud není přítomen, samice podstatně sníží četnost letů za potravou, a v důsledku zplodí méně potomků. Jeden samec však většinou nevydrží v hnízdě celou hnízdní sezonu, ale průměrně asi týden. Jelikož se samci v hnízdě střídají, není překvapivé, že z velké části hlídají nevládní vajíčka a larvy. Stabilní páry ale mají výhodu, protože vyprodukují celkově větší počet potomků, a samec jich má tedy větší podíl. Primární motivací samců ale není péče o potomstvo, jen přístup k partnerce – samice se páří s tím, který s ní žije v hnízdě.

Za hmyzem roku 2024

Informace o tom, kde hledat samotářské včely a jak je nejlépe pozorovat, najdete na stránkách ČSE (www.entospol.cz/hmyz-roku-2024-samotarske-vcele). Můžete se také zapojit do sčítání hmyzích hotelů (www.entospol.cz/hotely) nebo sdílet svá pozorování prostřednictvím portálů či aplikací iNaturalist (inaturalist.org) nebo BioLib (<https://www.biolib.cz/cz/species-mapping>).

Použitou literaturu uvádíme na webových stránkách Živý.