

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

Obor č. 4: Biologie

Vliv krajiny na hnízdní preference a chování blanokřídlých hnízdících ve stoncích

Opravená verze č. 1

Autorka: Jitka Waldhauserová

Školitel: Mgr. Michael Mikát, Ph.D.

Škola: Gymnázium Jihlava

Kraj: Vysočina

Jihlava 2021

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

Obor č. 4: Biologie

Vliv krajiny na hnízdni preference a chování blanokřídlných hnízdících ve stoncích

The influence of landscape on nest preferences and behavior of twig nesting Hymenoptera

Opravená verze č. 1

Autorka: Jitka Waldhauserová

Školitel: Mgr. Michael Mikát, Ph.D.

Škola: Gymnázium Jihlava

Kraj: Vysočina

Jihlava 2021

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou práci SOČ vypracovala samostatně a použila jsem pouze prameny a literaturu uvedené v seznamu bibliografických záznamů.

Prohlašuji, že tištěná verze a elektronická verze soutěžní práce SOČ jsou shodné.

Nemám závažný důvod proti zpřístupňování této práce v souladu se zákonem č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů (autorský zákon) ve znění pozdějších předpisů.



V Jihlavě dne 21. 3. 2021

Jitka Waldhauserová

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat svému školitelovi Michaelovi Mikátovi za poskytnutí možnosti dlouholeté spolupráce při výzkumech věnujících se právě včelám rodu *Ceratina* a finančního zázemí k provedení tohoto výzkumu, za pomoc a vedení při terénní práci i při tvorbě textu a za hodnotné rady a konzultace k práci.

Také děkuji Danielu Bendovi a Jakubovi Strakovi za ochotné určení nasbíraných blanokřídlých.

Dále patří díky mojí mamince Janě Waldhauserové za pomoc při odchovávaní blanokřídlých a Rostislavu Plavcovi a Kristýně Minářové za transport materiálu na tvorbu hnízdních příležitostí do Podyjí.

Velmi také děkuji všem, kteří mi pomáhali při terénní práci a tvorbě hnízdních příležitostí, jelikož by se bez nich nikdy takto rozsáhlý výzkum nepodařilo realizovat. Těmito lidmi jsou: Amélie Jarošová, Antonín Hlaváček, Barbora Kašparová, Benedikt Janda, Celie Korittová, Dagmar Budd, Daniel Benda, Daniela Reiterová, Jiří Janoušek, Jitka Mrozková, Karel Plavec, Karel Tuček, Karolína Fazekašová, Kateřina Čermáková, Tadeáš Ryšan, Tereza Fraňková, Vít Procházka a Vojtěch Brož.

V neposlední řadě bych chtěla poděvat pánům farářům Mariánu Huskovi a Ladislavu Buánovi za poskytnutí zázemí na faře v Havraníkách.

Děkuji také mým přátelům a rodině, kteří mě po dobu práce na této činnosti plně podporovali.



PŘÍRODOVĚDECKÁ
FAKULTA
Univerzita Karlova



Anotace

Výskyt a chování hmyzu je výrazně ovlivněno prostředím. V této práci jsem se zabývala hnízdními preferencemi blanokřídlých v závislosti na struktuře krajiny. Pro toto porovnání jsem si vybrala blanokřídlé hnízdící v suchých stoncích, pro které jsem rozmístila hnízdní příležitosti do čtyř různých biotopů – vřesoviště, okraj vřesoviště, mez mezi poli a pole. Studovaná lokalita se nacházela na jih od Znojma poblíž NP Podyjí. Zaměřila jsem se zejména na samotářské včely kyjorožky (*Ceratina*). Z mých výsledků vyplývá, že se velmi liší druhové složení mezi polem a vřesovištěm, mez a okraj vřesoviště tvoří jakýsi přechod mezi těmito biotopy. Polní ekosystémy preferovali stopčící (*Pemphredon lethifer*) a kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*). Naopak vřesoviště preferovala kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*), kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*) a zednice třízubá (*Hoplitis tridentata*). Zjistila jsem také, že u druhů, které jsou na vřesovišti častější, je vyšší mortalita potomstva. Vřesoviště bylo místem s nejvyšší mezidruhovou kompeticí, která má za důsledek to, že druhy s menší tělesnou hmotností (kyjorožka černoretá) byly vytlačovány do užších stonků druhy většími (kyjorožka zelenavá). U obourodčovské kyjorožky černoreté jsem zaznamenala vysoký počet hnízd, která byla hlídána pouze matkou na polních a mezních stanovištích. To může poukazovat na to, že kyjorožka černoretá je pouze fakultativně obourodčovská, nikoli striktně, jak byla považována doteď.

Klíčová slova

biotop, vřesoviště, blanokřídlí, *Ceratina*, zemědělská krajina, hnízdo, suché stonky

Annotation

The occurrence and behavior of insects is significantly affected by the environment they live in. In this thesis, I dealt with the influence of structure of landscape on nesting preferences of Hymenoptera. For this comparison I had chosen to work with twig-nesting Hymenoptera, for which I have placed artificial nest opportunities into four biotopes – heath, edge of a heath, country lanes between fields and field. The studied location is located south of Znojmo near Podyjí national park. Particularly, I have focused on small carpenter bees of genus *Ceratina*. My results show that there is a big difference in the species distribution between the habitats of field and heath. The habitats of edge of a heath and country lanes make up a gradient between these two biotopes. The ecosystem of fields was preferred by a sphecoid wasp *Pemphredon lethifer* and *Ceratina cyanea*. On the other hand, the ecosystem of heath was preferred by *Ceratina chalybea*, *Ceratina nigrolabiata* and megachille bee *Hoplitis tridentata*. I had also found out that in species that are more abundant on heaths, there is higher mortality of offsprings. Heaths were a place of the highest competition between species, as a result of which species with a lower body weight (*Ceratina nigrolabiata*) have been pushed into narrower twigs by larger species (*Ceratina chalybea*). I recorded a high number of nests in biparental bee *Ceratina nigrolabiata*, which were guarded only by mother in fields and country lane habitats. This may indicate that *Ceratina nigrolabiata* is only facultatively biparental, not strictly biparental as was considered until now.

Key words

Biotope, heath, Hymenoptera, *Ceratina*, agricultural landscape, nest, twigs

Obsah

1	Úvod.....	10
2	Cíle práce.....	12
3	Vliv agrární krajiny na hnízdění blanokřídlých	13
4	Hlavní skupiny hmyzu hnízdícího ve stoncích	16
4.1.1	Kyjorožky (<i>Ceratina</i>).....	18
4.1.2	Čalounicovití (<i>Megachilidae</i>).....	24
4.1.3	Maskonoska (<i>Hylaeus</i>).....	25
4.1.4	Crabronidae	26
4.2	Paraziti a predátoři.....	26
4.2.1	Chalcidky (<i>Chalcidoidea</i>)	27
4.2.2	Srpušky (<i>Gasteruption</i>).....	27
4.2.3	Zlatěnky (<i>Chrysidae</i>).....	28
4.2.4	Lumci (<i>Ichneumoidea</i>)	29
5	Metodika.....	30
5.1	Výběr stanovišť	30
5.2	Sběr hnízd a tvorba hnízdních příležitostí	31
5.3	Odchovávání potomků a měření velikosti	34
5.4	Určení fáze hnízda	35
5.5	Laboratorní analýzy	36
5.6	Statistické analýzy	36
5.6.1	Biodiverzita	37
5.6.2	Počty komůrek.....	37
5.6.3	Mortalita potomstva	37
5.6.4	Hlídání hnízda	38
5.6.5	Maternální investice a poměr pohlaví	38
6	Výsledky.....	39

6.1	Obsazenost stonků	39
6.1.1	Pole.....	39
6.1.2	Mez.....	39
6.1.3	Okraj vřesoviště.....	40
6.1.4	Vřesoviště.....	40
6.2	Biodiverzita na biotopech.....	40
6.3	Biotopové preference druhů	41
6.4	Počty komůrek.....	44
6.5	Mortalita potomstva.....	45
6.5.1	Parazitovanost	47
6.6	Hlídání hnízda.....	48
6.6.1	Hlídání u plných hnízd	48
6.6.2	Hlídání u aktivních hnízd	49
6.7	Počet otců potomků v hnízdech kyjorožky černoreté.....	49
6.8	Poměr pohlaví.....	52
6.9	Maternální investice	53
6.10	Preference substrátu pro zahníždění	54
6.11	Délka hnízda	58
6.12	Šířka stonku	59
7	Diskuse.....	61
7.1	Obsazenost stonků	61
7.1.1	Pole.....	61
7.1.2	Mez.....	62
7.1.3	Okraj vřesoviště.....	63
7.1.4	Vřesoviště.....	63
7.2	Biotopové preference druhů	64
7.3	Mortalita potomstva.....	65

7.4	Hlídání hnízda.....	66
7.5	Počet otců v hnízdě kyjorožky černoreté.....	67
7.6	Poměr pohlaví.....	68
7.7	Maternální investice	69
7.8	Preference substrátu pro zahníždění	70
7.8.1	Preference substrátu jednotlivými druhy.....	71
8	Závěr.....	73
9	Seznam použité literatury	75

1 Úvod

V této práci se věnuji vlivu krajiny na hnízdní chování hmyzu. V dnešní době můžeme často slyšet o vymírání hmyzu a vlivu hospodaření na tento jev. Existuje ale málo vědeckých prací, které by se věnovaly změnám v chování a ekologii hmyzu, které moderní krajina může způsobovat, a téměř většina byla uskutečněna v zahraničí. Jakožto zkoumanou skupinu jsme si vybrali blanokřídlé hnízdící v suchých stoncích, jelikož s touto skupinou pracuji již několik let.

K tomuto typu výzkumu mě v roce 2017 přivedl můj školitel Michael Mikát, který mi nabídl možnost pomáhat při terénní práci k jeho disertaci věnované včelám kyjorožkám hnízdících ve stoncích. Tuto možnost jsem využila a od té doby se ve volném čase věnuji výzkumu chování a hnízdní etologie včel kyjorožek. Každoročně se účastním letního výzkumu v Podyjí v Havraníkách, kde se těmito včelami zabýváme. V rámci této činnosti jsem se stala spoluautorkou dvou vědeckých článků publikovaných ve vědeckých časopisech s impakt faktorem *Journal of Apicultural research* a *Insect Science*. Zúčastnila jsem se také výzkumu těchto včel probíhající na Kypru a na Krétě.

Po dvou letech pomocné práce v této oblasti jsem již měla dostatek zkušeností s metodami práce a teoretických znalostí, abych mohla v roce 2019 s pomocí mého školitele naprojektovat výzkum vlastní. Napadl nás právě experiment, kde bychom se věnovali vlivu krajiny na tyto včely a rozhodli jsme se zahrnout i ostatní skupiny blanokřídlých hnízdících ve stoncích, kterým jsme se dopodud nevěnovali.

Výzkum začal v lednu 2019 sběrem materiálu na tvorbu hnízdích příležitostí a jejich tvorbou na jaře téhož roku. V dubnu byly hnízdní příležitosti rozmístěny a v létě jsme mohli v Havraníkách náš výzkum uskutečnit. V této práci používám plurár, jelikož mi po dobu terénního výzkumu a tvorby hnízdích příležitostí pomáhali moji přátelé, a to zejména při sběru a někdy i pitvě hnízd. Bez jejich pomoci bych nebyla schopna zanalyzovat tak vysoký počet hnízd a jsem jim tímto velmi vděčná. Po celou dobu výzkumu mě vedl můj školitel Michael Mikát.

Na podzim jsem následně o víkendech jezdila měřit nasbírané jedince kyjorožek na Přírodovědeckou fakultu University Karlovy v Praze. Zde jsem všech 2165 jedinců ručně změřila na binokulární lupě. V průběhu dalšího roku jsem se svým školitelem pracovala na statistických analýzách a úpravě dat a v prosinci roku 2020 jsem provedla laboratorní

mikrosatelitovou analýzu vybraných hnízd. Veškeré poznatky jsem poté sepsala do této práce a mám v plánu je i následně sepsat do mého prvoautorského vědeckého článku.

Výzkumu této skupiny hmyzu se intenzivně nadále věnuji. V letošním roce máme v plánu provést experimenty navazující na překvapivé výsledky této práce. Především chceme hlouběji prozkoumat obourodičovské hnízdění kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) v agrárním prostředí a objasnit fenomén kompetice o hnízdní příležitosti, který jsem zaznamenala. Mimo to se budu podílet i na výzkumu kyjorožek na Kypru či v Izraeli.

Tato práce je rozdělena na část teoretickou (kapitoly 2–4) a praktickou (kapitoly 5–7). Čerpala jsem téměř výhradně z cizojazyčných vědeckých článků, které se vztahují k tomuto tématu a jejich seznam je v kapitole 9.

2 Cíle práce

Mým cílem bylo zjistit a zhodnotit rozdíly v hnízdní ekologii blanokřídlých v suchých stoncích rostlin mezi agrárním biotopem (pole) a obvykle vyhlédávaným biotopem k zahnízdění (vřesoviště), posléze stanovišti, které tvoří jakýsi přechod mezi těmito dvěma biotopy, a to okraj vřesoviště a meze. Zvláště jsem se chtěla zaměřit na včely kyjorožky (*Ceratina*) a jejich chování. Na základě analýzy hnízd odebraných z dříve rozmístěných hnízdních příležitostí bylo cílem zjistit, jaké druhy preferují jaká stanoviště, jejich hnízdní strukturu, poměr pohlaví potomků, míru maternální investice a další faktory, a následně posoudit, jak se tyto jevy liší mezi stanovišti. Pomocí analýzy mikrosatelitových lokusů jsem také chtěla zjistit, zda se liší počet páření matky u kyjorožky černoreté mezi biotopy.

3 Vliv agrární krajiny na hnízdění blanokřídlých

Člověk má svou činností významný vliv na procesy odehrávající se v krajině. Důležitým vlivem je intenzivní přeměna původních ekosystémů (lesy, stepi, lesostepi) na zemědělsky využívanou krajinu. Tento jev nemusí být nutně negativní z hlediska druhového složení a bohatství, jelikož velké množství druhů hmyzu je vázáno na tradiční zemědělskou krajinu. Tradiční zemědělská krajina částečně nahrazuje přirozené ekosytémy, které byly ovlivňovány činností herbivorů (Konvička et al. 2005; Chvojka 2018). V zemědělské krajině se vyskytují např. habitaty vhodné pro blanokřídlé hnízdící v zemi, jelikož poskytuje udusaný sediment, který využívají např. pískorypky (*Andrena*). Dále také pro blanokřídlé hnízdící ve stoncích, kteří využívají např. zastříhování živých plotů nebo prostřihávání křovin podél cest (Mikát et al. 2020b). Moderní krajina se obvykle vyznačuje intenzivním využíváním půdy, používáním insekticidních prostředků a destrukcí původních stanovišť, což často vede k vytvoření nevelkých izolovaných ostrůvků původních stanovišť, kde se snaží hmyz přežít (Tschrantke et al. 2002). Tato destrukce a fragmentace původních společenstev je celosvětovým fenoménem a je jednou z hlavních hrozeb v souvislosti s vymíráním druhů a poklesem biodiverzity (Naeem et al. 1999). K těmto procesům dochází hlavně v souvislosti s intenzivním zemědělstvím. Důsledkem je kromě poklesu biodiverzity i zmenšení početnosti populací a jejich genetické bohatosti (Steffan-Dewenter et al. 2002). Pokles populací hmyzu může také vést ke snížení intenzity opylování (Connelly, Poveda, & Loeb, 2015), která je zásadní pro 70 % světové produkce plodin (Klein et al. 2007). Nejnáchylnějšími druhy vůči těmto jevům jsou druhy úzce potravně či hnízdě specializované nebo druhy s nízkou schopností disperze (Devies et al. 2000, Steffan-Dewenter et al. 2006). Intenzivně využívaná a fragmentovaná krajina nemusí univerzálně snižovat abundanci blanokřídlých. V mnoha případech může vznik tohoto nového ekosytému vyvolat úspěch a přemnožení jednoho druhu na úkor celkové druhové bohatosti. Na počet jedinců se tedy může zdát, že blanokřídlých v krajině přibýlo, jedná se ale často jen o několik málo profitujících druhů (Klein et al. 2002). Tyto jevy narušují přirozenou ekosystémovou rovnováhu a mohou vést k vyhynutí některých druhů (Matteson 2000; Ollerton et al. 2014).

V ostrůvkovitých populacích často dochází k vysoké kompetici a někteří jedinci nebo konkrétní druhy jsou pak donuceni hledat jiná stanoviště (Scherer & Tschardtke 1995). Hmyz se pak může pokusit zahnízdít i uprostřed agrární krajiny, pokud zde najde vhodnou hnízdni příležitost. Oproti jedincům hnízdícím na původních stanovištích jsou ale velmi znevýhodněni (Centrella et al. 2019; Nooten & Rehan 2019). Mohou zde trpět nedostatkem potravy,

pro kterou musí létat obvykle na velmi dlouhé vzdálenosti nebo zde nemusí najít vhodného partnera ke spáření (Westphal et al. 2006). Těžší může být i orientace v krajině, která je zde jednotvárná. To, jak moc jsou jednotlivé druhy těmito podmínkami ovlivněny, se značně liší. Je např. známo, že menší druhy jsou více ovlivněny než velké (Kuhn-Neto et al. 2009; Turo et al. 2021).

Prvním důležitým faktorem, který může negativně ovlivňovat jedince zahnížděné v agrární krajině, je nedostatek potravy. Včely obecně sbírají potravu z okolí a soustřeďují ji na jednom místě, kterým je hnízdo (Cresswell et al. 2000). Z toho důvodu je naprosto zásadní, aby se v doletové vzdálenosti nacházelo dostatek potravy pro zásobení hnízda. Pokud tohoto není dosaženo, mohou se včely uchýlit k tvoření menšího počtu plodových komůrek, zásobit jednotlivé komůrky menším množstvím potravy nebo cíleně tvořit potomky samčího pohlaví, které je obvykle méně náročné na množství potravy potřebné k vývoji (Westphal 2006; Richards et al. 2011; Centrella et al. 2019; Mikát et al. 2020b). Tito jedinci jsou pak menšího vzrůstu a je známo, že jsou následně znevýhodněni při sexuálním výběru a sami pak produkují malé potomstvo (Rehan & Richards, 2010a).

Velká doletová vzdálenost ovlivňuje zejména samice samotářských a jednoduše sociálních včel. Pokud jedinec zahníždí v poli, kde je pěstována větrosnubná plodina (např. kukuřice, pšenice...), může být pro něj opravdu těžké sehnat zde potravu (Centrella et al. 2019). Problémem mohou ale být i hmyzosnubné plodiny (slunečnice, řepka...), které kvetou často jen malou část roku, zatímco potravu je potřeba po několik měsíců. Hmyz je následně donucen létat pro potravu na velkou vzdálenost od hnízda, což zanechává hnízdo delší dobu nehlídané a zranitelné vůči predátorům (Klein et al. 2002, Mikát 2014). Horní hranice doletové vzdálenosti se u většiny samotářských či jednoduše sociálních včel pohybuje mezi 250–300 m (Gathmann & Tschrantke 2002). U americké kyjorožky *Ceratina calcarata* dosahuje doletová vzdálenost 100–200 m (Zurbuchen et al. 2010). Druhy a jedinci většího tělesného vzrůstu jsou schopni létat pro potravu na větší vzdálenost, je tedy možné, že by pro ně zahníždění v odlehlé agrární oblasti nemuselo činit větší problémy (Kuhn-Neto et al. 2009).

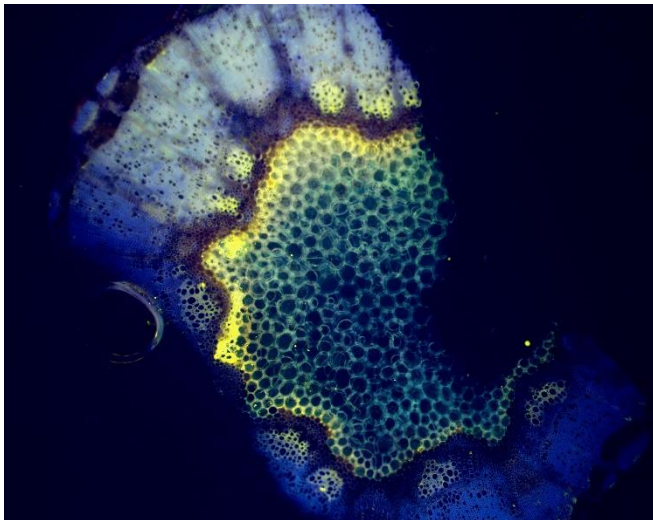
Dalším negativní okolností může být fakt, že je zde výrazně menší počet jedinců na podobnou plochu původního ekosystému. Jedinci mohou kvůli této skutečnosti mít problém s nalezením vhodného partnera ke spáření (Hissmann 1990). V důsledku nedostatku jedinců opačného pohlaví může docházet k inbreedingu mezi sourozenci (Thornhill 1993). Pokud samice nenajdou samce ke spáření, mohou klást neoplozená vajíčka, ze kterých vzniknou haploidní

samci (Trivers & Hare 1976), což vede v další generaci k nedostatku jedinců samičího pohlaví.

Jedním z hlavních pozitivních faktorů je nízká přítomnost parazitů na těchto odlehlých stanovištích. Díky nízké populační hustotě je pro parazita velmi těžké zde nalézt hostitele, kvůli čemuž se drží v místech s vysokou populační denzitou hostitele (Arneberg 2002; Nooten & Rehan 2019). Z tohoto důvodu je pro samotné parazity fragmentace krajiny ještě větší hrozbou než pro jejich hostitele (Steffan-Dewenter et. al 2006). Výhodou pro samotářské včely může být také fakt, že v místech s nízkou populační hustotou se hůře šíří nemoci a infekce (Mills et. al 1999).

4 Hlavní skupiny hmyzu hnízdícího ve stoncích

Suché stonky rostlin obsahující duši jsou výbornou hnízdní příležitostí pro široké spektrum živočichů. Duše je dřev s velkými mrtvými tenkostěnnými buňkami, která je měkká a nachází se uprostřed stonku (obr. 1) (Lux et al. 2017). Mezi rostliny, které tuto strukturu přirozeně poskytují, patří např. ostružiník (*Rubus* spp.), růže šípková (*Rosa canina*), divizna (*Verbascum* spp.), pelyněk (*Artemisia* sp.), bez (*Sambucus* spp.), ale rostlin, které duši obsahují, je celá řada (Mikát et al. 2020b). Hmyz hnízdící v suchých stoncích se označuje jako **rubikolní** (Macek et al. 2017). Existují různé strategie, jak tyto substráty využívat.



Obr. 1: Řez stonkem zlatobýlu kanadského pod fluorescenčním mikroskopem. Velké tenkostěnné buňky uprostřed řezu tvoří duši. Foto: archiv Fluorescenční noci

Primární strategií je vykousávání si nových tunelů do duše, to dělají např. kyjorožky (*Ceratina*), zednice třízubá (*Hoplitis tridentata*) nebo stopčící (*Pemphredon*) (Bohart et al. 1976; Michener 2007). Tito blanokřídlí mohou být označováni jako primární obyvatelé rubikolních ekosystémů. Vyhloubené tunely mohou být dlouhé až desítky centimetrů a větvené nebo nevětvené. Vykousaný materiál pak mohou využívat např. na stavbu přepážek mezi jednotlivými komůrkami v hnízdě nebo na zátkování celého hnízda (Gerling 1981). Po ukončení ontogenetického vývoje hnízdo většinou opouštějí a dutina zůstává prázdná, jelikož spousta blanokřídlých preferuje tvorbu nové dutiny před použitím staré (Mikát et al. 2016). Můžeme se ale setkat i s recyklací starých hnízd, která je zásadním předpokladem pro vznik sociálního chování (Rehan et al. 2010b).

Pro založení hnízda v duši některými blanokřídlými (např. *Hylaeus* nebo *Ceratina*) je zásadní, aby byl substrát přelomený (Michener 1985), jelikož si tyto druhy neumí vykousat hnízdo z boku stonku, jak to dělají např. drvodělky (*Xylocopa*). To v minulosti zajišťovali velcí

herbivoři (Konvička et al., 2005). V dnešní době tuto činnost ve městech nahrazují např. zastřižené živé ploty nebo hmyzí hotely. Významné je také v některých státech (např. Bulharsko, Maroko) růžové zemědělství, kde jsou růže pravidelně zastřihávány (Obr. 2). Homogenizací krajiny ale ubývá přirozených hnízdní příležitostí pro rubikolní blanokřídlé ve volné krajině (Williams et al. 2010).



Obr. 2: Tradiční pěstování růží v Bulharsku poskytuje ideální hnízdní příležitost pro rubikolní blanokřídlé (Kazanlak, Bulharsko). Autor: Daniel Čičovský

Druhou strategií, dále označovanou jako **sekundární**, je využívání dutých stonků rostlin, které neobsahují duši, nebo stonků, kde je již vyhloubený tunel do duše jiným organismem (např. opuštěná či stará hnízda po blanokřídlých) – toho využívají např. různí brouci, škvoři, třásněnky, ploštice, pavouci apod. nebo dospělci blanokřídlých, kteří zde mají dočasné útočiště, nikoli hnízdo (Bogusch et al. 2017; Mikát 2014). Prostoru mezi vchodem a začátkem nehlídaného hnízda využívají např. nocující samci blanokřídlých. Proto můžeme často najít nad hnízdem jednoho druhu samce druhu jiného. Tento samec nemá často s hnízdem nic společného, využívá prostoru pouze jako krátkodobé útočiště (Mikát 2014).

Na rubikolní společenstva jsou vázáni i různí paraziti a predátoři zde přebývajících živočichů, jako jsou zlatěnky (*Chrysidea*), chalcidky (*Chalcidoidea*) či lumci (*Ichneumonoidea*). Mezi časté predátory patří např. mravenci (*Formicidae*), kteří vyžírají larvy v opuštěných

hníздеch (Howell et al. 1967). Parazitický způsob života vázaný na rubikolní společenstva označujeme za **terciální** strategii. V následující kapitole krátce představím jednotlivé skupiny živočichů, kteří těchto příležitostí využívají.

4.1.1 Kyjorožky (*Ceratina*)

Naprostá většina zástupců tohoto rodu se vyznačuje hnízděním v suchých stoncích rostlin obsahujících duši (obr. 3). Rod *Ceratina*, česky kyjorožka, patří do čeledi *Apidae* a dále společně s drvodělkami do podčeledi *Xylocopinae*. Do rodu *Ceratina* patří celosvětově asi 370 druhů (www.discoverlife.org). Dosahují poměrně malých rozměrů (délka 2–12,5 mm) (Michener 2007). Pro celý rod platí latitudální gradient diverzity (vzrůstající počet druhů směrem k rovníku), Česká republika je kromě kyjorožky modravé (*C. cyanea*) severní hranicí jejich výskytu v Evropě. (Terzo M. & Rasmont 2011). V České republice se vyskytují čtyři druhy tohoto rodu: kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*), kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*), kyjorožka černá (*Ceratina cucurbitina*) a kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*). První tři se vyskytují pouze na jižní Moravě, *C. cyanea* po celé České republice. (Straka et al., 2007). Jedná se o rod s rozmanitými strategiemi hnízdění, nacházíme zde druhy fakultativně eusociální – *C. chalybea*, *C. cyanea* (Mikát et al. 2020a), samotářské – *C. cucurbitina* (Mikát et al. 2020b) nebo obourodičovské – *C. nigrolabiata* (Mikát & al. 2019a). Je pravděpodobné, že společný předek podčeledi *Xylocopinae* byl eusociální (Rehan & al. 2012). U kyjorožky zelenavé a kyjorožky modravé je většina hnízd samotářských, ale nacházejí se i hnízda sociální (Mikát et al. 2020c).



Obr. 3: Kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*) začínající hloubit hnízdní dutinu v duši slunečnice topinambur. Autor: Michael Mikát

Obecně platí, že přes zimu jsou dospělci (hibernakula) ve větvičkách s nově vykousaným tunelem nebo ve starých hnízdech (Mikát & Straka 2021a). Na jaře začíná samice vykousávat chodbu, na jejíž konec nosí pyl a nektar (obr. 3). Po nanošení dostatečného množství pylu naklade vajíčko a vytvoří přepážku z pilin. Takto vzniká zazásobovaná komůrka. Jejich počet v hnízdě se může lišit mezidruhově nebo na základě podmínek prostředí (Mikát 2014; Centrella et al. 2019). Mezi komůrkami se mohou nacházet i komůrky prázdné (Rehan & Richards 2010a). Po dokončení všech komůrek samice obvykle hnízdo hlídá do dospělosti (Rehan & Richards 2010a; Mikát et al. 2016).

Jelikož se potomek může živit pouze pylem, který matka nanosí do jeho komůrky, můžeme měřit míru investice matky na jednoho potomka (Johnson 1990; Richards et al. 2011; Mikát et al. 2019b). Míra investice se pak projeví na velikosti a váze potomka. Tato skutečnost může výrazně modifikovat velikost v populaci kyjorožek, protože velké samice zpravidla produkují potomky samičího pohlaví, přičemž malé samice spíše pohlaví samčího (Rehan & Richards 2010a). To může být způsobeno tím, že samice jsou zpravidla větší než samci a jsou proto náročnější na produkci (Helms 1994). Pohlavní dimorfismus vede k tomu, že větší samice produkují větší podíl samic, kdežto menší samice produkují větší podíl samců. Výjimkou je pouze jihoevropská kyjorožka *Ceratina chalcites*, kde tento jev funguje obráceně a jsou větší samci, kteří používají svou větší tělesnou velikost k přinucení samice ke spáření (Mikát et al. 2019b). Stejně jako u ostatních blanokřídlých, i u kyjorožek samci vznikají tzv. arhenotokií, což je typ partenogeneze, kde z neoplozených vajíček vzniká samec. Samci tedy dědí genetický materiál pouze od matky a jsou haploidní (Slobodchikoff & Daly 1971).

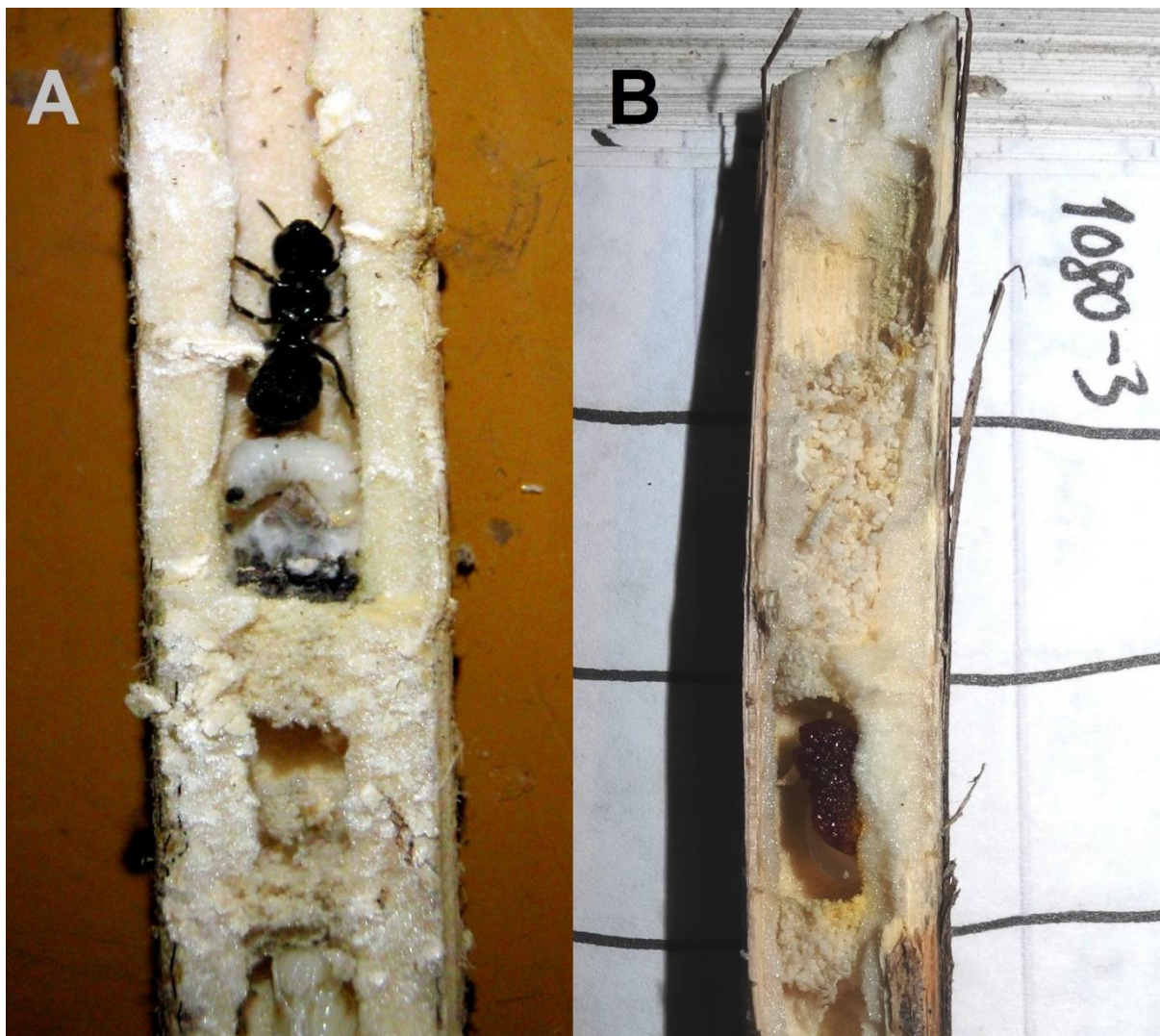
U některých druhů kyjorožek vyskytujících se v Japonsku nebo v Severní Americe byla zaznamenána existence tzv. trpasličí dcery (Vickruck 2010; Sakagami & Maeta 1977). Jedná se o samičího potomka v první komůrce, který je výrazně menší než ostatní a zastupuje roli matky při krmení dospělého potomstva, když dojde k jejímu úhynu (Lewis & Richards 2017; Mikát et al. 2017). Přítomnost trpasličí dcery ale nebyla zjištěna u žádné z kyjorožek vyskytujících se na našem území (Mikát et al. 2020a). Je prokázáno, že tato samice se chová altruisticky kvůli výrazně menšímu množství potravy, kterou byla živena. Podařilo se také uměle vychovat potomky, které se chovají jako trpasličí dcera, když jim v larválním stádiu bylo podáno méně potravy (Lawson et al. 2017).

4.1.1.1 Kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*)

Je největší z našich zástupců tohoto rodu. Může dorůstat až 10 mm. Je kovově lesklá, samice mají bílou čárku na hlavě, samci bílý trojúhelník (Macek et al. 2017). Samci jsou menší než samice. V rámci České republiky se vyskytuje pouze na Jižní Moravě. Vytváří nejdelší hnízda ze všech českých druhů (Mikát 2014). Se stavbou hnízda začínají samice na přelomu dubna a května. Naprosto typickou vlastností hnízd *C. chalybea* je pravidelné střídání prázdných komůrek s komůrkami zazásobovanými (obr. 4). Méně často může dojít k výskytu více prázdných komůrek za sebou (Mikát 2014). V průměru mají 5,8 plných komůrek v jednom hnízdě (Mikát et al. 2016). Hnízdo je v 60 % případů hlídáno matkou (Mikát et al. 2016). Přibližně u 40 % hnízd může být hnízdo uzavřeno asi 1,5 cm dlouhou pilinovou zátkou, poté matka většinou není přítomna (matka obvykle hnízdo opustí a založí nové hnízdo jinde; obr. 5) (Mikát et al. 2016). U kyjorožky zelenavé byla také popsána jednoduchá socialita, kdy v hnízdě je přítomna stará samice, která zásobuje nové komůrky pylem a klade vyjíčka za pomoci mladých dospělců, kteří pomáhají hlídat hnízdo při zásobovacích letech staré samice a sami benefitují z přinesené potravy (Mikát et al. 2020c).



Obr. 4: Střídání plných a prázdných komůrek u kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*). Foto: Michael Mikát

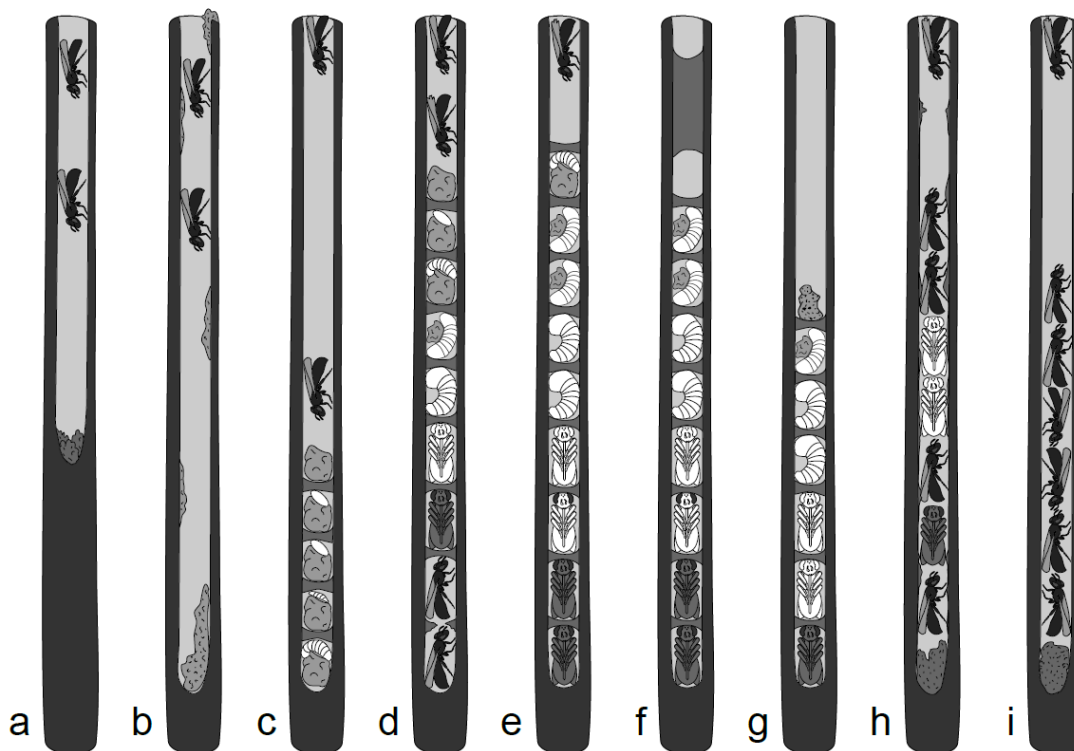


Obr. 5: Porovnání dokončovacích strategií u kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*)
 A) nahoře se nachází otevřená komůrka a matka hnízdo i po dokončení hlídá
 B) matka hnízdo opustila a vytvořila ve vstupní chodbě pilinovou zátku.
 Zdroj: Mikát et al. 2016

4.1.1.2 Kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*)

Tento druh je poměrně drobný, dorůstá velikosti asi 5–7 mm. Jedinci jsou černí, samci s bílým trojúhelníkem na hlavě, samice má hlavu celou černou (Macek et al. 2017). Jedná se o druh v České republice poměrně nový, rozšířil se sem až v 90. letech (Straka et al., 2007). Nyní se vyskytuje v nejteplejších oblastech Jižní Moravy (Macek et al. 2017). V květnu a v červnu obvykle dochází k zakládání nových hnízd, to ale může pokračovat až do července (Mikát et al. 2021b). Vytváří středně dlouhá hnízda (okolo 15 cm). Hnízda jsou typická tím, že larvy obvykle vyvrtnají díru do přepážky pod sebou. Tento otvor slouží k propadávání trusu (obr. 8). Ten se pak akumuluje v prázdných přepážkách nebo u nejstaršího potomka (Mikát 2014). Průměrné hnízdo obsahuje 7,6 plných komůrek (Mikát et al. 2021b). U tohoto druhu je

také typické hlídání jak matkou, tak i otcem v době zásobování komůrek (obr. 7). Jedná se tak o zatím jedinou včelu na světě s obourodičovskou péčí o potomstvo (obr. 6; Mikát et al. 2021a). Primární motivací samce není ochrana potomstva, ale větší příležitost k páření se samicí. Samec, který aktuálně hlídá hnízdo, tedy většinou není otcem potomků v hnízdě a potomci jedné matky mají několik otců (Mikát et al. 2019a). Pokud samec není přítomen a matka hlídá hnízdo sama, snižuje se její efektivita zásobování, jelikož se matka bojí vylétávat z hnízda (Mikát et al. 2019a). Podobně jako u *Ceratina chalybey*, i u tohoto druhu se můžeme setkat se zátkováním hnízd za účelem vytvoření hnízda nového (Mikát et al. 2021b).



Obr. 6: Znárodnění průběhu a různých strategií hnízdění kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*). a) nově zakládání hnízdo – otec a matka hloubí novou dutinu b) discarding – rodiče zničili cizí hnízdo a vyházeli původní potomstvo pro založení svého hnízda (na stěnách je pyl po starých komůrkách) c) aktivní hnízdo – matka zásobuje komůrky pylem a klade vajíčka, otec hlídá ve vstupní chodbě d) velké aktivní hnízdo – potomci v nejspodnější části hnízda jsou již dospělí, ale nahoře matka stále ještě zásobuje komůrky e) plné hnízdo, které otec po dokončení opustil, ale matka ho nadále hlídá f) zátkované hnízdo – oba rodiče opustili hnízdo a vstupní chodbu zajistili pilinovou zátkou g) osiřelé hnízdo – rodiče opustili hnízdo nebo zahynuli před dokončením hnízda, neobsahuje pilinovou zátku h) vylétávající hnízdo – obsahuje juvenilní jedince, ale zároveň i již dospělé potomky, nelze již rozeznat hnízdní strukturu a pořadí potomků, může obsahovat matku i) dospělé hnízdo – hnízdo obsahující jen dospělé potomky, matka může být nadále přítomna. Obrázek pochází z článku Mikát, Matoušková, Straka (Scientific reports, 2021).



Obr. 7: Aktivní hnízdo kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) s hlídající matkou i samcem ve vstupní chodbě. Foto: Vít Bureš



Obr. 8: Otvory v přepážkách kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) sloužící k propadávání trusu. Foto: Michael Mikát

4.1.1.3 Kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*)

Tělo má celé kovově černé s modrozeleným nádechem, dorůstá délky cca 5–7 mm. Po celé České republice je poměrně hojná, vyskytuje se zejména v teplejších oblastech (Macek et al. 2017). Hnízdit začíná nejdříve (začátek dubna) ze všech čtyř druhů. Mívá nejkratší hnízda (okolo 8 cm) – obvykle jen se třemi plnými komůrkami a častými prázdnými komůrkami. Průměrně tvoří 2,88 plných komůrek na hnízdo (Mikát 2014). Z pravidla bývají hnízda hlídána samicí a přítomnost samice se váže na to, zda je poslední komůrka v hnízdě uzavřená přepážkou, či nikoli. Hnízda s neuzavřenou poslední komůrkou jsou hlídána vždy, hnízda s uzavřenou jen asi v 33 % případů. Často také stíhá zahnízdit dvakrát za sezónu (Mikát 2014).

4.1.1.4 Kyjorožka černá (*Ceratina cucurbitina*)

Tělo je celé leskle černé, dorůstá délky cca 5–8 mm. Jedná se o mediteránní druh, je rozšířena velmi hojně po celé jižní Evropě, dokonce se jedná o celkově nejhojnější druh evropských kyjorožek (Terzo & Rasmont 2011). V České republice byla zatím zjištěna pouze na jižní Moravě (Macek et al. 2017). *C. cucurbitina* patří jako jediná z našich kyjorožek do podrodu *Ceratina*, ostatní tři patří do podrodu *Euceratina* (Terzo 1998). Hnízda obvykle zakládá na přelomu května a června. Hnízda jsou středně dlouhá (cca 14 cm) s průměrně 7,47 plných komůrek (Mikát et al. 2020b). U tohoto druhu je popsána schopnost samice prolézat hnízdem a očišťovat potomky od trusu a parazitů (obr. 9) (Mikát et al. 2016; Mikát et al. 2020b). Samice hnízdo téměř vždy hlídá (hnízda bez matky jsou osiřelá), u *C. cucurbitina* není na rozdíl od *C. nigrolabiata* a *C. chalybea* známo zátkování hnízda. (Mikát et al. 2016).



Obr. 9: Hnízdo kyjorožky černé (*Ceratina cucurbitina*). Matka prolézá hnízdo a očišťuje potomstvo od výkalů a parazitů. V horní části hnízda byly přepážky poničeny matkou při prolézání. Foto: Michael Mikát

4.1.2 Čalounicovití (Megachilidae)

4.1.2.1 Zednice třízubá (*Hoplitis tridentata*)

Včela velká cca 10–13 mm. Tělo má světle ochlupené (Macek et al. 2017). Hnízdí v suchých lodyhách, ve kterých si vykousává chodbu. Hnízdo obsahuje mnoho potomků (až 20), ale má vysokou mortalitu, jelikož matka hnízdo nehlídá (Rust 1980). Hnízdo matka po dokončení ucpe zátkou z rozžvýkané hmoty z listů rostlin, ze které dělá i přepážky mezi komůrkami (obr. 10). Zátky bývají poměrně tlusté a pevné (až 2 cm) (Smit 2009). Potomci prezimují ve stádiu prepupy a vývoj dokončují na jaře dalšího roku. U prepup tohoto druhu byla zaznamenána schopnost bránit se před parazity pomocí tření o stěnu stonku. Tento zvuk následně znemožní parazitům lokalizovat prepupu ve stonku (Müller et al. 2021). V České republice se jedná o poměrně vzácný druh teplých stanovišť (Macek & al. 2017).



Obr. 10: Aktivní hnízdo zednice trojzubé (*Hoplitis tridentata*). Matka nosí pyl a vytváří přepážky z rozžvýkaných listů. Foto: Michael Mikát

4.1.2.2 Vlnářka skvrnitá (*Pseudoanthidium nanum*)

Bývá černá se zavalitým zadečkem s párovými žlutými skvrnami (obr. 11). Dorůstá 6–8 mm. Plodové komůrky obvykle vykusuje do duše nebo využívá opuštěných, vyhloubených hnízd po samotářských včelách. Komůrky tvoří z rozžvýkané hmoty z rostlinných chlupů (často trichomů divizen). Podobně jako u zednic potomci přezimují ve stádiu prepupy a vývoj dokončují na jaře dalšího roku. V České republice se vyskytuje jen v teplých stepních oblastech, kde bývá hojná (Macek et al. 2017). Jsou na ně vázání hnízdní paraziti smutněnky (*Stelis*) (Panzer 1806).



Obr. 11: Samice vlnářky skvrnité (*Pseudoanthidium nanum*) u vchodu do svého hnízda. Foto: Michael Mikát

4.1.3 Maskonoska (*Hylaeus*)

V České republice je rod *Hylaeus* zastoupen 33 velmi podobnými druhy. Obvykle dorůstají velikosti 4,5–7 mm. Typická je pro samice škraboškovitá skvrna na hlavě v podobě dvou žlutých pásků na vnitřní straně očí, která je i hlavním určujícím znakem (Macek et al. 2017).

Maskonsoky většinou využívají opuštěná hnízda po samotářských včelách, ale někdy si chodbičku sami vykousávají. Plodové komůrky zásobují pylem a jednotlivé komůrky jsou od sebe odděleny celofánovitou hmotou (Torchio 1984). Potomci přezimují ve stádiu prepupy a vývoj dokončují na jaře dalšího roku.

4.1.4 Kutíkovití (Crabronidae)

4.1.4.1 Stopčík (*Pemphredon*)

Bývají černí s protáhlým, úzkým tělem (5–13 mm). Jsou typičtí svou hranatou hlavou. V České republice se vyskytuje 15 obtížně určitelných druhů (Macek et al. 2017). Samice zakládá hnízda v suchých stoncích nebo ve dřevě. Hnízda mohou být liniová nebo bohatě větvená (obr. 12) (Tsuneki 1952). Komůrky jsou zásobovány mšicemi ochromenými žihadlem. Samička obvykle před naklazením vajíčka zazásobí komůrku 10–60 mšicemi (Bohart & Menke 1976). Larvy se během vývoje těmito mšicemi živí.



Obr. 12: Větvené hnízdo stopčika *Pemphredon lethifer*. Foto: Michael Mikát

4.1.4.2 Dřevovrtka (*Trypoxylon*)

Mají černé, štíhlé a dlouhé tělo se stopkovitě zúženým a postupně se rozšiřujícím zadečkem (7,5–13 mm) (Macek & al. 2017). Komůrky zásobuje ochromenými pavouky, kterých v jedné komůrce bývá okolo 50. Po zazásobení komůrky matka naklade vajíčko na zadeček posledního pavouka a komůrku zazdí jílovitým hlinitým tmelem (Cross et al. 1975). Častá je uzurpace cizího hnízda, které po vyčištění obsazuje vlastními potomky. V České republice se můžeme setkat s celkem jedenácti těžko rozpoznatelnými druhy (Straka et al. 2007).

4.2 Paraziti a predátoři

Na tato společenstva jsou vázáni i různí paraziti a predátoři zde přebývajících živočichů, jako jsou zlatěnky, chalcidky, či lumci. Nehlídaná a opuštěná hnízda s bezbrannými larvami mohou být snadnou a vydatnou kořistí některých predátorů. Ohrožena jsou ale i hlídaná hnízda, např. chlcidkami, které kladou vajíčka z boku stonku a hlídaná samice před nimi

potomky neubrání. Mezi nejčastější predátory patří např. mravenci, pavouci nebo škvoři (obr. 13).



Obr. 13: Osiřelé hnízdo kyjorožky napadené mravenci. Foto: Michael Mikát

4.2.1 Chalcidky (*Chalcidoidea*)

Jedná se o velmi početnou skupinu drobných parazitických blanokřídlých. Druhy bývají často specializované na konkrétní hostitele a jejich hnízdní strategii (Macek et al. 2014). Chalcidky patří mezi velmi časté parazitoidy hlavně v hnízdech kyjorožek (*Ceratina*), zednic (*Hoplitis*) nebo stopčičků (*Pemphredon*) (Daly et al. 1983). Chalcidky navrtávají otvor ze strany stonku, kterým kladélkem kladou vajíčka do komůrky s larvou. Není jisté, zda je chalcidka schopna lokalizovat zazásobovanou nebo prázdnou komůrku. Pokud ne, mohly by prázdné komůrky být efektivní obranou proti chalcidkám. (Mikát 2014). Larva chalcidky se poté vyvíjí v komůrce a živí se larvou hostitele, dokud ji úplně neusmrtí. Chalcidky jsou schopné se živit na potomcích hostitele ve všech stádiích od vajíčka po kuklu.

4.2.2 Srpušky (*Gasteruption*)

Srpušky (*Gasteruption*) jsou častými parazitoidy v hnízdech blanokřídlých. Kromě kyjorožek mohou parazitovat i v hnízdech maskonosek (*Hylaeus*) nebo stopčičků (*Pemphredon*) (Parslow et al. 2020). Srpušky vyskytující se v hnízdech kyjorožek v České republice jsou stopčičí druhu *Gasteruption merceti* (obr. 14) (Bogusch et al. 2018; Bogusch 2021). Mají velmi štíhlé tělo, samičky s dlouhým kladélkem, které využívá při kladení vajíček do komůrky samotářské včely (obr. 15). Srpušky kladou vajíčka do hnízda vchodem, nikoli přes stěnu hnízda jako chalcidky. Proto by výskyt prázdných komůrek u některých druhů

kyjorožek mohl naznačovat, že se jedná o přizpůsobení proti srpuškám – pokud samička naklade vajíčko do prázdné komůrky, zahyne (Mikát 2014). Hlídaní hnízda matkou kyjorožky je efektivní obranou před srpuškami, protože matka zadečkem zacpe vchod, přes který srpuška nepronikne. Účinné jsou také zátky zednic (*Hoplitis*). Velikost dospělé srpušky kolísá podle množství potravy, které měla larva k dispozici při vývoji. Jedna parazitující srpuška v hnízdě kyjorožky zkonzumuje několik potomků (Mikát et al. 2020b; Mikát et al. 2021b). Na rozdíl od lumků si nevytváří průhledný kokon.



Obr. 14: Hnízdo kyjorožky plně vyžráno parazity: dole kokon lumka a nad ním dvě larvy srpušek (*Gasteruption*). Lumek si na rozdíl od srpušek vytváří průhledný obal. Srpušky si pouze vytvoří přepážku oddělující je od ostatních komůrek. Foto: Michel Mikát (Georgioli, Kréta)



Obr. 15: Dospělec srpušky (*Gasteruption merceti*) poblíž hnízda kyjorožky. Foto: Michael Mikát

4.2.3 Zlatěnky (*Chrysidae*)

Zlatěnky jsou malí, kovově lesklí paraziti v hnízdech blanokřídlých. V hnízdech kutilek bývají poměrně častými parazity zlatěnky rodu *Omalus*. Časté bývají v hnízdech stopčičků

(*Pemphredon*) nebo dřevovrtek (*Trypoxylon*). V České republice se vyskytují tři druhy tohoto rodu. Všechny jsou kovově modrozelené a dorůstají velikosti 3–7 mm (Macek & al. 2017). Podobně jako u všech ostatních zlatěnek se zde setkáváme se zakrnělým kladélkem. To nahrazují blanité, trubicovitě prodloužené čtyři poslední články zadečku. Tento útvar je o mnoho pružnější než kladélko a poskytuje jemnější manipulaci při vpravování vajíček v hnízdě. Samice rodu *Omalus* aktivně prolézá do hostitelského hnízda kutilky a zde vpravuje vajíčka dovnitř těla larev (Winterhagen 2015).

4.2.4 Lumci (*Ichneumoidea*)

Lumci jsou širokou skupinou parazitujících blanokřídlých s velmi rozličnými parazitickými strategiemi. Mimo jiné se některé druhy specializují na rubikolní blanokřídlé. Takovými lumky jsou např. zástupci rodu *Hoplocryptus* (Daly et al. 1966). Např. druh *Hoplocryptus heliophilus*, který byl nalezen v hnízdech *Ceratomy moricei* na Kypru nebo *Ceratomy cucurbitiny* v Tunisku, se vyskytuje i v České republice (Daly et al. 1983; Schwarz 2007). Tito lumci obvykle vyžerou přibližně 3-5 komůrek kyjorožek v hnízdě a následně si vytvoří kokon s průhledným obalem, ve kterém dokončují svůj vývoj (obr. 14) (Daly et al. 1983). Tímto se tento rod liší od jiných lumků, kteří obvykle fungují jako endoparaziti. Lumci rodu *Hoplocryptus* fungují spíše jako predátoři, kteří prolézají hnízdem a vyžírají larvy i pyl.

5 Metodika

Terénní experimenty, jejichž výsledky jsou v této práci prezentovány, proběhly v červenci roku 2019 ve dnech 15. – 28. 7. na studovaných lokalitách v zemědělské krajině na jih od Znojma v Jihomoravském kraji. Příprava těchto experimentů proběhla v období 27. – 30. 4. 2019.

5.1 Výběr stanovišť

Studované území se nachází v blízkém okolí Znojma a NP Podyjí. Zasahuje do katastrů obcí Havraníky, Šatov, Nový Šaldorf a městských částí Znojma, konkrétně se jedná o Popice a Konice. Oblast byla vybrána z důvodu blízké přítomnosti Havranického vřesoviště, na němž již několik let probíhá výzkum Mgr. Michaela Mikáta, Ph.D., zaměřený na chování včel rodu *Ceratina*. Máme proto představu o druhovém složení zde se vyskytujícího hmyzu hnízdícího v suchých stoncích. Pro experiment bylo potřeba vybrat konkrétní místa pro umístění hnízdnicích příležitostí (uměle vyrobených snopků ze stonků rostlin s duší, viz dále). Ty byly rozmístěny na čtyři typy biotopů – **vřesoviště, okraj vřesoviště, mez a pole**. Od každého biotopu bylo vybráno 13 stanovišť, takže celkem bylo zahrnuto 52 stanovišť. **Na každé stanoviště bylo poté umístěno 5 snopků, z nichž každý obsahoval 16 stonků sloužících jako hnízdnicí příležitosti pro blanokřídlé.** Jednotlivá stanoviště musela být minimálně 50 m daleko od sebe.

Místní krajina se vyznačuje především rozsáhlými poli s ostrůvky vřesoviště. Dále jsou zde četné vinice a roztroušená lidská sídla. Lesy zde nejsou příliš časté. Těmto krajinným strukturám jsme se při výběru stanovišť snažili vyhnout a zaměřovali jsme se výhradně na biotopy pole a xerothermní vřesoviště.

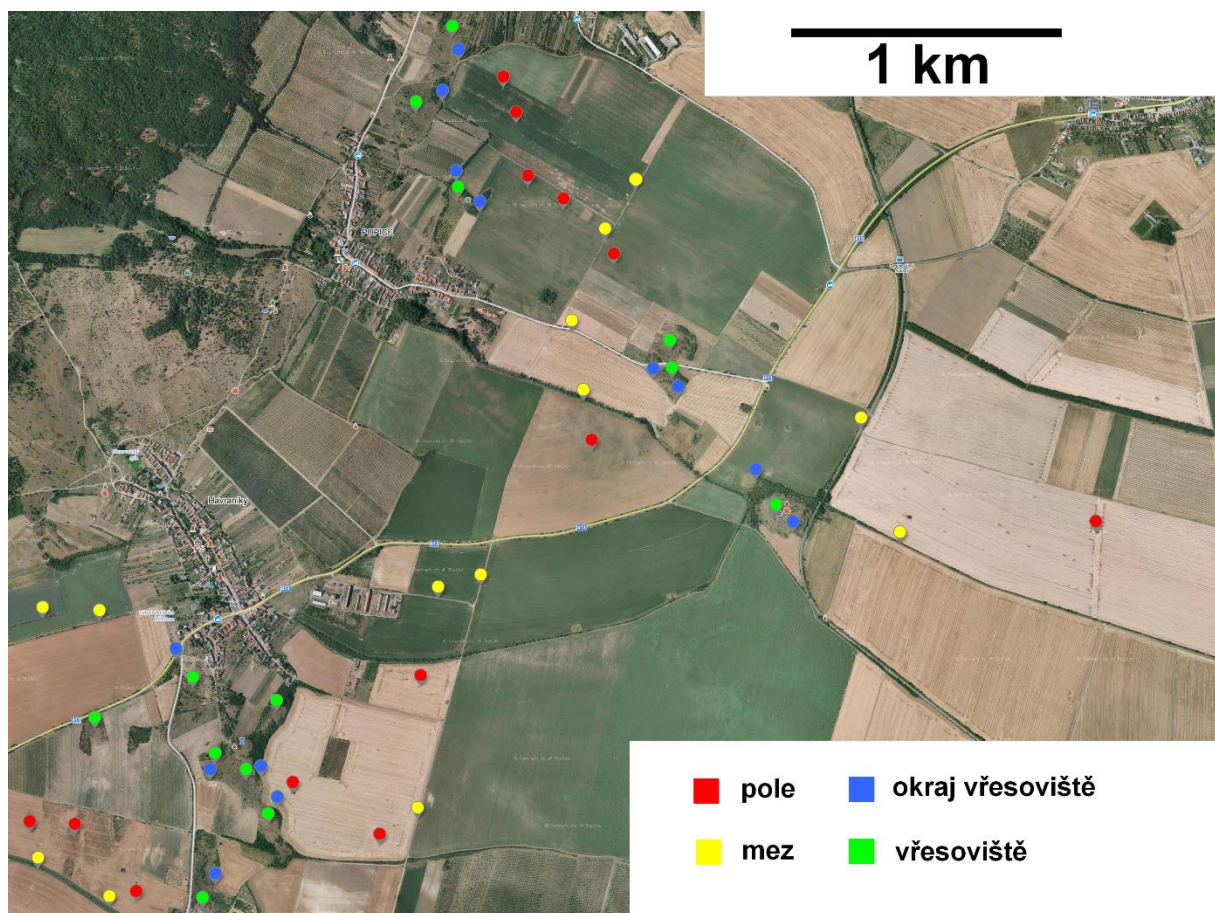
Jako vřesovištní lokalitu jsme využili Přírodní památku Skalky v katastru obcí Havraníky a Šatov, Přírodní památku Pustý kopec v katastru obce Nový Šaldorf, Přírodní památku Horáčkův kopeček v katastru obce Znojmo a lokalitu Popické kopečky na okraji NP Podyjí (obr. 16). Vřesovištní stanoviště, vybrané pro umístění snopků, nesmělo být vzdálené od nejbližšího pole blíže než 50 m.

Pro výběr stanovišť biotopu okraje vřesoviště jsme využili hranice vřesovištních biotopů s přilehlými poli. Vyhýbali jsme se však okrajům s vinicemi, které jsou jiným typem ekosystému a v této práci jsem se na ně nezaměřovala. Stanoviště se nesmělo nacházet méně než 50 m od nejbližší vinice. Stanoviště jsme se snažili umístit minimálně 2 m od okraje pole

do vřesovištní oblasti, abychom zabránili možnému poškození zemědělskou technikou v případě jeho přímého umístění do pole.

Polní lokality byly vybírány v minimální vzdálenosti 50 m od nejbližšího vřesoviště či meze mezi poli. Snopky byly umístěny na pole řepková, pšeničná, slunečnicová a kukuřičná. Některá polní stanoviště se také nacházela v polích u sloupů elektrického vedení, skruží, či posedů, aby se dalo předejít jejich poničení zemědělskou technikou, ke kterému ale bohužel asi u čtvrtiny snopků přesto došlo.

Posledním biotopem byly meze, za které jsme považovali vegetací zarostlé hranice mezi poli. Opět jsme se vyhýbali vinicím. Zahrnuli jsme meze zarostlé jak bylinnou, tak stromovou vegetací.



Obr. 16: Mapa studovaného území s barevně rozlišenými stanovišti, na které byly umístěny hnízdni příležitosti pro rubikolní hmyz. Autor: Jiří Janoušek

5.2 Sběr hnízd a tvorba hnízdnic příležitostí

Analyzovaná hnízda byla odebírána z uměle vyrobených hnízdnic příležitostí (snopků). Snopek představoval rostlinný **substrát pro zahrnutí**. Suché rostliny, potřebné na výrobu

snopků, byly opakovaně sbírány v průběhu listopadu 2018 až března 2019 v okolí Prahy. Použity byly stonky čtyř druhů rostlin: **celík kanadský** (*Solidago canadensis*), **slunečnice topinambur** (*Helianthus tuberosus*), **škumpa** (*Rhus* sp.) a **bělotrn kulatohlavý** (*Echinops sphaerocephalus*). Tyto rostliny byly vybrány z toho důvodu, že obsahují kvalitní duši vhodnou pro zahrnutí hmyzu, jejich stonky jsou zároveň dostatečně tlusté a byly využívány již dříve při výzkumech hnízdění rubikolního hmyzu (Mikát 2014). Každý snopek se skládal ze 16 stonků obsahujících duši, přičemž vždy po čtyřech stoncích od každého rostlinného substrátu. Stonky byly zastříženy na délku přibližně 40 cm. Dále byla do každého snopku přidána bambusová tyčka pro upevnění v zemi a celý snopek byl svázán třemi elektrikařskými stahovacími páskami a opatřen cedulkou s kódem. Tyto vyrobené hnízdní příležitosti byly následně ve dnech 27. 4. – 30. 4. 2019 rozmístěny na předem vybraná stanoviště (obr. 17).

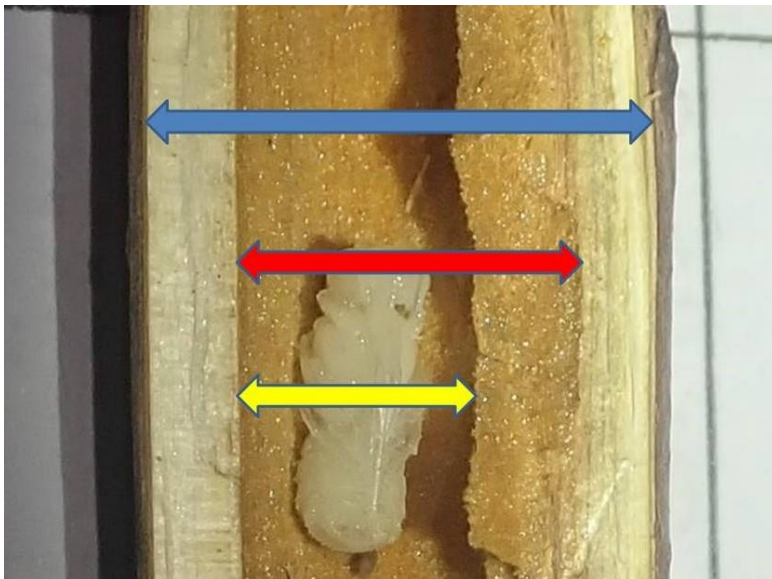


Obr. 17: Rozmísťování hnízdních příležitostí (snopků) na stanovišti biotopu mez. Foto: Michael Mikát

Sběr a samotné rozebírání hnízd probíhalo ve dnech 14. 7. – 31. 7. 2019. Ke sběru hnízd docházelo vždy od 17.00 hod. do cca 21.00 hod. Rubikolní blanokřídlí mají většinou denní aktivitu a po 17. hodině již bývají zpět v hnízdech (Herrera 1990; Mikát et al. 2017). Z každého stanoviště byl vždy náhodně vybrán jeden snopek. Vchod do hnízda byl pokaždé zajištěn lepicí páskou zabraňující úniku hmyzu z hnízda. Ze snopku se následně rozebrala všechna hnízda. Tímto postupem byla u všech stanovišť rozebrána všechna hnízda ze tří snopků. U polních stanovišť to bylo více, protože zde byla obsazenost snopků menší, některá

stanoviště byla částečně poničena zemědělskou technikou a také jsme se snažili nasbírat co nejvíce dat o hmyzu žijícím na poli. Alespoň jeden snopek ze stanoviště byl ale zanalyzován u všech stanovišť.

Hnízda byla po sběru uchovávána v lednici při teplotě cca 8 °C, aby se zamezilo úniku hmyzu hned po otevření hnízda (Rehan & Richards 2010a). K pitvě hnízda jsme používali zahradnické nůžky nebo nůž. Těmi bylo hnízdo opatrně podélně otevřeno, zapsán jeho obsah a dospělci byli následně uchováni v 96% ethanolu pro genetické analýzy nebo přesnější určení druhu. Juvenilní jedinci byli uchováni ve zkumavkách s otvory pro vzduch a byli v těchto podmínkách dochováni do dospělosti. Po dosažení stádia dospělce byli zakonzervováni v 96% ethanolu. Při pitvě hnízda byly zaznamenány údaje jako je druh, pozice a ontogenetické stádium potomků v hnízdě v době pitvy, délka hnízda, šířka duše, šířka chodby a přítomnost rodičů potomstva (obr. 18).



Obr. 18: Měřené parametry v každém rozpitvaném hnízdě: modrá – šířka stonku, červená – šířka duše, žlutá – šířka chodby. Foto: Michael Mikát

Celkově bylo rozmístěno **4160 stonků** vhodných pro zahrnutí rubikolního hmyzu. Snopků bylo 260. Po náhodném výběru snopku k analýze na stanovišti byly rozpitvány všechny stonky, které obsahovaly otvor, jenž poukazoval na činnost hmyzu. Následně byl otvor zajištěn otvor lepicí páskou zabraňující úniku zvířat. Náhodně bylo vybráno k analýze **168 snopků** napříč stanovišti, což činí 2688 stonků. Počty obsazených stonků v rámci snopku se mezi stanovišti velmi lišily. Podrobeno pitvě bylo celkem **1011 stonků**. Některé stonky ale obsahovaly pouze krátkou, prázdnou dutinu. Tyto prázdné dutiny byly časté zejména na polních stanovištích a nedají se považovat za hnízda, jelikož neobsahují žádné komůrky a

často ani živočichy. Jakožto hnízdo jsme definovali dutinu, která obsahovala potomky, kteří se v tomto hnízdě vyvíjí nebo tuto sezónu vyvíjeli. Nehnízdních dutin bylo celkem 317. Za hnízdo jsme považovali i raná stádia aktivních hnízd (viz výše), kde byl pouze nanošený pyl, ale bylo možno jasně určit záměr jeho přítomnosti. Stonků, které se dají považovat za hnízda různých živočichů, bylo rozpitváno celkem **693**.

5.3 Odchovávání potomků a měření velikosti

Většina rozpitvaných hnízd obsahovala kromě dospělců i nedospělé jedince. U kyjorožek (*Ceratina*) jsme se vždy snažili o jejich dochování do dospělosti díky jejich velmi rychlému ontogenetickému vývoji pro následné změření jejich velikosti. Juvenilní jedinci ve stádiu vajíčka či larvy s pylem (stádia L1, L2, L3) byli ponecháni v rozpitvaném hnízdě, které bylo pravidelně kontrolováno. Pokud dosáhli stádia L4 – larva bez pylu, byli přemístěni do zkumavky s toaletním papírem a otvory pro vzduch. Zde mohla již larva úspěšně dokončit svůj vývoj až do stádia dospělé. Všechny zkumavky s juvenilními jedinci a hnízda s potomky byly kontrolovány každé 2 až 3 dny a jedinci, kteří postupně dospěli, byli následně zakonzervováni v 96% ethanolu. Odchovávání bylo přibližně z 80 % úspěšné, nejvyšší mortalitu během odchovu měli potomci ve stádiu vajíčka nebo larev s pylem. U ostatních stádií byla téměř zanedbatelná. Stejným způsobem byli odchováni i stopčící (*Pemphredon*), zde jsme však odchovávali pouze potomky stádia kukly. Odchovávání larev stopčičků bylo nemožné, protože při manipulaci a rozebírání hnízda dochází k nevyhnutelnému narušení jejich spojení s mrtvými mšicemi, které slouží jako jejich potrava. Stejným postupem byl realizován také odchov parazitických chalcidek, lumků a srpušek.

Úspěšnost odchovu u ostatních druhů blanokřídlých byla nízká, a to zejména z důvodu, že jejich larvální vývoj probíhá přes zimní období. Úspěšně odchovaní jedinci zednice trojzubé (*Hoplitis tridentata*) a dřevovrtek (*Trypoxylon*) byli na jaře vypuštěni kvůli jejich příliš malému počtu pro využití k dalším analýzám.

Pro zjištění míry investice matky na jednoho potomka se využívá vážení jedinců (Bosch & Vicens, 2002). Kvůli složitému postupu sestávajícího ze sušení jedinců a jejich velmi malé váze jsme se přiklonili k běžně používané alternativě, kterou je měření šířky hlavy dospělého potomka a která dobře koreluje s hmotností a je standartně měřenou veličinou u *Ceratin* i dalších včel (Stark, 1992; Dew et al., 2018).

Všechny dospělé jedince kyjorožek (*Ceratina*) jsme následně změřili na binokulární lupě (Nikon SMZ 745) na oddělení Entomologie Katedry zoologie Přírodovědecké fakulty

Univerzity Karlovy v Praze (obr. 19). Měřena byla šířka hlavy a zároveň bylo u každého jedince určeno pohlaví, případně determinován druh, pokud tomu tak nebylo učiněno v terénu.



Obr. 19: Měření velikosti hlav kyjorožek za pomoci binokulární lupy. Foto: Michael Mikát

5.4 Určení fáze hnízda

Prvním typem hnízda je základní chodba neboli tunel. Jedná se o nově vykousanou chodbu do dřene stonku. V tomto stádiu hnízda se mohou vyskytovat dospělci zakládající hnízdo. Naopak se zde nevyskytují pylové bochánky ani trus (Rehan et al. 2009).

Aktivní hnízdo již obsahuje nanošený pyl a mohou se zde vyskytovat i potomci různých vývojových stádií (obr. 20). V poslední komůrce se však nachází pylový bochánek nebo vajíčko (Rehan & Richards, 2010a).

Hnízdo se označuje za **plné**, pokud se v nejmladší komůrce (ve stonku umístěna nahoře) nachází jakákoliv larva nebo kukla. Toto hnízdo je již plně zazásobované, ale zároveň dospělí potomci z nejstarších komůrek ještě nezačali prolézat na povrch (obr. 20). Do tohoto typu jsou zahrnuta i hnízda, kde se v poslední komůrce nacházela mrtvá larva nebo seschlý pylový bochánek, jelikož nejvyšší potomek uhynul (Rehan et al. 2009).

Hnízda **vylétávající** obsahují dospělé potomstvo, které svým průchodem k povrchu již poničilo přepážky a strukturu hnízda (obr. 20). Dospělci se v hnízdech často vyskytují i nadále a jsou krmeni matkou (Mikát et al. 2020a).



Obr. 20: Jednotlivé fáze hnízda kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*): A – aktivní hnízdo, B – plné hnízdo, C – vylétávající hnízdo. Foto: Michael Mikát

5.5 Laboratorní analýzy

Naším cílem bylo zjistit, zda se liší počet otců potomků kyjorožky černoreté mezi stanovišti. Použili jsme 10 polymorfních mikrosatelitových lokusů vyvinutých k práci Mikát et al. 2019a. Zanalyzovali jsme 96 jedinců *C. nigrolabiata*. Pro tuto analýzu jsme vybrali 13 hnízd, z každého stanoviště vždy 3 hnízda, hnízda ze stanoviště vřesoviště byla 4. Hnízda jsme zvolili tak, aby vždy obsahovala nejméně 2 samičí potomky. Analýza byla prováděna pouze na potomcích samičího pohlaví, protože samci u blanokřídlých nenesou genetickou informaci od otce (Johnstone et al. 2011). Pohlaví bylo předem určeno morfologicky.

PCR reakci jsme prováděli v laboratoři katedry zoologie PřF UK, určení délky fragmentů mikrosatelitových lokusů probíhalo v Laboratoři sekvenace DNA PřF UK. Jednotlivé alely byly identifikovány pomocí programu Genemarker a výpočty otcovství byly provedeny v programu COLONY.

U dvou vzorků z 96 se nepodařilo v rámci PCR amplifikovat produkt u všech lokusů úspěšně, byly proto vyřazeny z analýzy.

5.6 Statistické analýzy

Analýzy byly počítány ve statistickém programu R. Vzhledem k nestejnému počtu odebraných hnízd na stanoviště byla často jako veličina použita hustota hnízd na stanoviště, nikoliv počet hnízd. Hustota hnízd byla počítána z počtu pitvaných hnízd, přepočítaných v poměru k počtu odebraných stonků na každém stanovišti. Tímto jsme získali hodnotu, která uvádí hustotu hnízd konkrétního druhu na daném biotopu v procentech.

5.6.1 Biodiverzita

Do analýzy biodiverzity na biotopech jsme zahrnuli všechna stanoviště, ze kterých byl odebrán minimální počet 3 snopků. Pokud bylo ze stanoviště odebráno snopků víc, byly do analýzy zahrnuty pouze 3 snopky. Díky tomu se zabránilo zkreslení způsobeného vyšší pravděpodobností většího počtu druhů na stanovištích, ze kterých bylo odebráno více snopků. Tímto mechanismem byly ze všech stanovišť analyzovány právě 3 snopky a z těchto snopků byl spočítán počet hnízdících druhů. Rozdíly v biodiverzitě mezi stanovišti byly počítány z hnízdících druhů, nikoli z druhů pouze ve stonku přítomných, pomocí statistických analýz anova a TukeyHSD.

5.6.2 Počty komůrek

Zde jsme počítali celkový počet zazasobovaných komůrek v hnízdě bez ohledu na to, zda potomek v komůrce přežil, či nikoliv. Tyto výpočty jsme prováděli pouze z plných hnízd (FBN), jelikož aktivní hnízda nemají tvorbu komůrek ještě dokončenou a ve vylétávajících hnízdech již mohou někteří potomci chybět nebo naopak se zde mohou vyskytovat dospělci z jiného hnízda (Mikát 2014; Mikát et al. 2020a). Výjimkou byla vylétávající hnízda kyjorožky zelenavé, kde se ve spodní části hnízda po rozboření komůrek vylézajícím potomstvem ukládají piliny a trus z komůrek v pravidelných vrstvách, a je proto možné určit, jaký přesný počet komůrek hnízdo obsahovalo (obr. 21) (Mikát et al. 2020c). Nebylo také možné do této analýzy zahrnout hnízda parazitovaná lumky nebo srpuškami (*Gasteruption merceti*), kteří vyžirají v hnízdě více než jednu komůrku a nelze již proto zjistit, kolik komůrek parazit zničil (Klein et al. 2002; Bogusch et al. 2018). Rozdíly mezi stanovišti byly testovány pomocí testů anova a TukeyHSD.



Obr. 21: Vylítané hnízdo kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*), kde je možno určit, kolik obsahovalo komůrek podle čar z trusu (zde 7 komůrek). Foto: Michael Mikát

5.6.3 Mortalita potomstva

V tomto testu jsme zjišťovali rozdíl mezi procenty mrtvých potomků v hnízdech mezi stanovišti. Analýze jsme podrobili hnízda kyjorožky modravé (*Ceratina cyanea*), kyjorožky

zelenavé (*Ceratina chalybea*) a kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*). Testy byly počítány z hnízd ve fázi plného hnízda (FBN). Z analýzy byla podobně jako u testu počtu plodových komůrek vyjmuta hnízda parazitovaná srpuškami (*Gasteruption merceti*) a lumky (Klein et al. 2002; Bogusch et al. 2018) a ostatní hnízda, kde byla poničena hnízdní struktura (Mikát et al. 2016). V těchto hnízdech není možné říct, jaký podíl komůrek byl zničen.

5.6.4 Hlídní hnízda

V tomto testu jsme se zaměřili na vliv biotopu na hlídání hnízda matkou (resp. matkou i otcem) u kyjorožek. U kyjorožky zelenavé jsme tento jev testovali na plných hnízdech (FBN), kde hlídání matkou již není nutné, ale může napomáhat přežití potomků do dospělosti (Mikát et al. 2016). U kyjorožky černoreté jsme přítomnost matky a otce ve vstupní chodbě testovali u aktivních hnízd (ABN), kdy je přítomnost samce v hníždě zásadní (Mikát et al. 2019a; Mikát et al. 2021b).

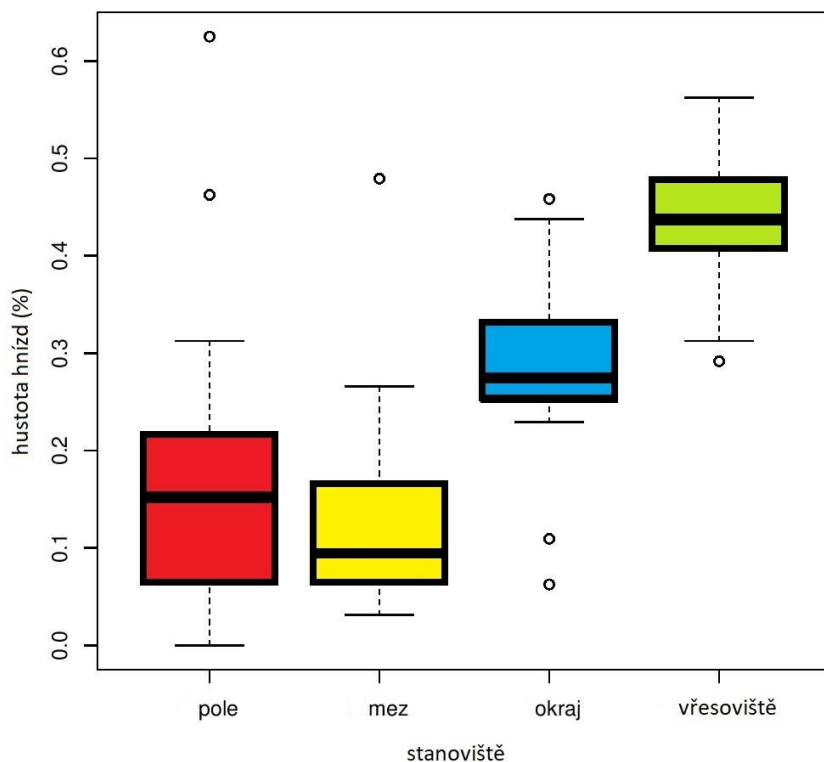
5.6.5 Maternální investice a poměr pohlaví

V tomto testu jsme porovnávali investici matky na jednu komůrku pomocí měření šířky hlavy. Šířka hlavy je považována za ukazatel velikosti jedince (Stark 1992; Dew et al. 2018). Měřila jsem dospělé jedince všech čtyř zaznamenaných druhů kyjorožek. Změřeni byli všichni úspěšně dochovaní potomci a dospělci ze všech hnízd. Stejní jedinci byli rovněž použiti k analýze poměru pohlaví potomstva. Do celkové bilance pohlaví v hníždě nebyla započítána matka ani otec (Mikát et al. 2016; Mikát et al. 2019a). Analýzy velikosti byly provedeny zvláště na samčím a samičím potomstvu, jelikož pohlaví nejsou srovnatelná kvůli pohlavnímu dimorfismu (Mikát et al. 2019b).

6 Výsledky

6.1 Obsazenost stonků

V průměrném snopku napříč stanovišti bylo využito **37,61 %** (1011 z 2688) nabídnutých stonků hmyzem, což odpovídá průměrnému počtu **6,01** obsazených stonků na jeden snopek (rozsah 0–14). Tato hodnota se ale výrazně lišila napříč stanovišti (obr. 22). Ve **25 %** stonků se nacházelo hnízdo, což činí průměrný počet **4** hnízda v jednom snopku.



Obr. 22: Podíl obsazených snopků mezi stanovišti.

6.1.1 Pole

Na polních stanovištích byla zjištěna v porovnání s ostatními biotopy nejnižší hustota využití stonků, konkrétně **4,28** (rozsah 0–12) obsazených stonků na snopek, tedy **26 %** obsazených stonků (208 z 800). Často byl obsazen pouze jeden stonek a u jednoho polního stanoviště jsme ani u jednoho z pěti snopků nenašli žádný obsazený stonek. Hnízda činila **17,75 %** (142 z 800) všech odebraných stonků, průměrně se ve snopku nacházelo **2,84** hnízda.

6.1.2 Mez

Hustota zahníždění na mezích byla nejrozumnější ze všech biotopů. Byla zde stanoviště, kde byly obsazeny jen dva stonky, stejně jako snopky, kde bylo obsazeno více než 8 stonků. Průměrná hustota zahníždění byla **4,49** (rozsah 1–14) obsazených stonků na snopek, což činí

28,06 % (184 z 656). V průměrném snopku hnízda tvořila **15,5 %** (102 z 656) stonků, což odpovídá 2,48 hnízd na snopek. Snopky s více obsazenými stonky se nacházely spíše na stanovištích, kde bylo více vegetace nebo byla mez tvořena křovinami. Naopak menší hustota zahrnutí byla u stanovišť s pouze bylinnou vegetací.

6.1.3 Okraj vřesoviště

Na tomto typu biotopu byla průměrná hustota zahrnutí **6,95** obsazených stonků na snopek, což činí **43,43 %** (278 z 640, rozsah 3–14). Jde o velmi vysokou hodnotu v porovnání se stanovišti na poli a na mezi. Podíl stonků obsazených hnízdem zde činil **28,43 %** (182 z 640), což tvoří **4,55** stonků na snopek.

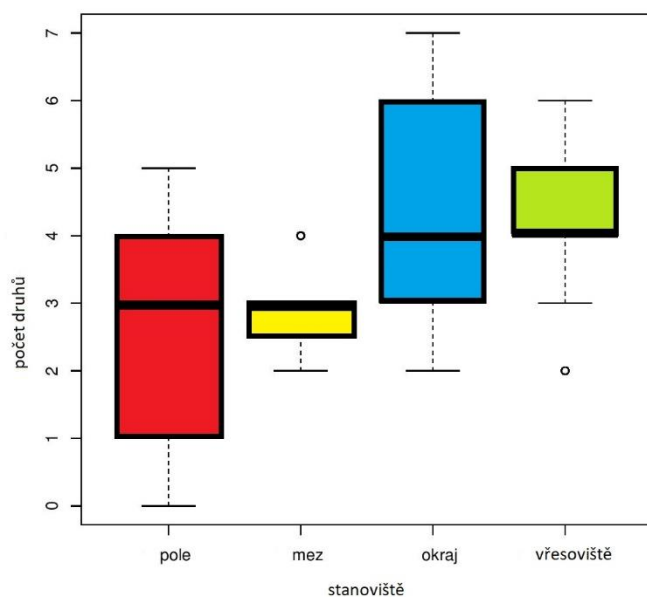
6.1.4 Vřesoviště

Na vřesovištních stanovištích jsme zaznamenali nejvyšší hustotu zahrnutí ze všech biotopů. Počet obsazených stonků na snopek zde činil **9,22**, procentuálně **57,6 %** (341 z 592, rozsah 6–12). Podíl stonků obsazených hnízdem zde byl **45,1 %** (267 z 592), v přepočtu **7,22** stonků na snopek. Hnízdní příležitosti zde byly velmi hojně využívány a rozdíl mezi polním a vřesovištním biotopem byl výrazný (obr. 22).

6.2 Biodiverzita na biotopech

Jednotlivé biotopy se významně liší v počtu zde hnízdících druhů (anova; $p = 0,0016$). Z našich dat vyplývá, že na biodiverzitu nejbohatším biotopem je okraj vřesoviště, kde v jednom snopku hnízdilo průměrně 4,39 druhů blanokřídlých (max 7 hnízdících druhů), v závěsu s vřesovištěm (obr. 23), kde tato hodnota činila v průměru 4,27 druhů (max 6 hnízdících druhů). Tyto dva biotopy se ale mezi sebou významně nelišily (tukeyHSD, $p = 0,9968$).

Na druhý nejchudším stanovištěm bylo pole s průměrem 2,58 druhů (max 5), následované mezemi s průměrem 2,82 (max 4 druhy). I tato dvě stanoviště se mezi sebou v biodiverzitě významně nelišila (tukeyHSD, $p = 0,9741$). Stanoviště mez a pole měla podobně nízký počet druhů, naopak stanoviště okraj a vřesoviště měla podobně vysokou hodnotu biodiverzity (obr. 23).



Obr. 23: Rozdíl v početnosti hnízdících druhů blanokřídlých mezi stanovišti.

6.3 Biotopové preference druhů

V této kapitole se budu zabývat rozptřením druhů hnízdících blanokřídlých (Hymenoptera). Odebrána byla hnízda celkem 13 druhů (tab. 1). U 41 hnízd nebylo možné určit, jakému druhu patří. Jednalo se hlavně o opuštěná hnízda kyjorožek, která nebylo možné v tomto stádiu blíže určit nebo osiřelá hnízda kutilek.

Tabulka 1: Počty odebraných hnízd jednotlivých druhů primárních obyvatel stonků a jejich podíl z celkového počtu nabídnutých stonků k zahnízdění.

čeleď	Druh	Počet hnízd	Podíl hnízd z celkového počtu stonků
Apidae	<i>Ceratina cucurbitina</i>	12	0,00465
Apidae	<i>Ceratina cyanea</i>	36	0,01407
Apidae	<i>Ceratina nigrolabiata</i>	169	0,06287
Apidae	<i>Ceratina chalybea</i>	241	0,08965
Colletidae	<i>Hylaeus kahri</i>	12	0,00465
Megachilidae	<i>Hoplitis tridentata</i>	23	0,00892
Megachilidae	<i>Megachile pilidens</i>	1	0,00037
Megachilidae	<i>Osmia spinulosa</i>	1	0,00037
Megachilidae	<i>Pseudanthidium nanum</i>	7	0,00260
Crabronidae	<i>Pemphredon lethifer</i>	137	0,05096
Crabronidae	<i>Trypoxylon medium</i>	9	0,00334
Crabronidae	<i>Trypoxylon minus</i>	2	0,00074
Crabronidae	<i>Diodontus luperus</i>	1	0,00037
-	neurčeno	41	0,01525

Tabulka 2: Absolutní počty rozpitvaných hnízd druhů sebraných ze stanovišť mezi různými biotopy.

	pole	mez	okraj	vřesoviště	Celkem
<i>C. cucurbitina</i>	0	0	8	4	12
<i>C. cyanea</i>	17	9	6	4	36
<i>C. chalybea</i>	10	17	68	146	241
<i>C. nigrolabiata</i>	19	33	56	62	169
<i>Pemphredon lethifer</i>	79	24	17	17	137
<i>Hoplitis tridentata</i>	4	2	6	11	23
<i>Hylaeus kahri</i>	0	1	6	5	12
<i>Pseudanthidium nanum</i>	3	1	3	0	7
<i>Trypoxylon spp.</i>	7	1	1	2	11

Rubikolním ekosystémům v této oblasti jasně dominují včely kyjorožky (*Ceratina*). Hnízd těchto včel jsme rozpitvali 443, což činí 63,7 % všech rozpitvaných hnízd (tab. 2).

Nejčastějším druhem byla kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*). Ta dominovala zejména na vřesovištních stanovištích (tab. 3). Početnými byli také stopčící druhu *Pemphredon lethifer* (19,8 %). Ostatní druhy již byly výrazně méně zastoupené. Proto se budu v dalších analýzách věnovat zejména kyjorožkám a stopčíkům.

Tabulka 3: Procenta obsazených stonků hnízdy daných druhů mezi stanovišti

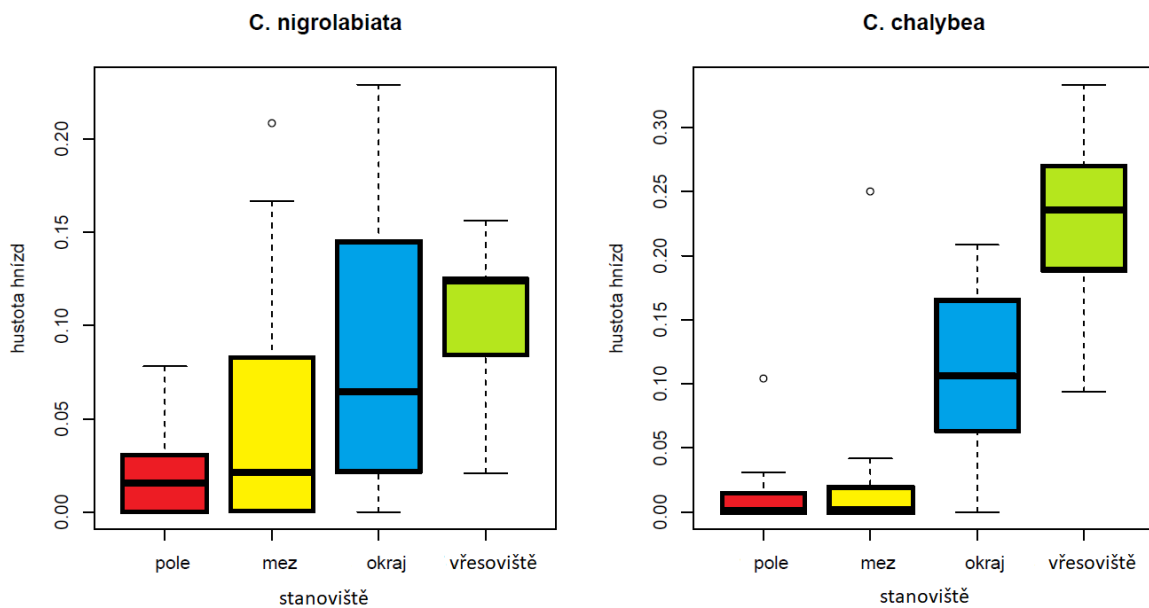
	<i>C. cucurbitina</i>	<i>C. cyanea</i>	<i>C. chalybea</i>	<i>C. nigrolabiata</i>	<i>P. lethifer</i>
Pole	0	2,125	1,25	2,375	9,875
Mez	0	1,372	2,591	5,03	3,659
Okraj	1,351	1,011	11,486	9,459	2,872
Vřesoviště	0,758	0,758	27,652	11,742	3,22
Průměr z biotopu	0,466	1,398	9,356	6,561	5,318

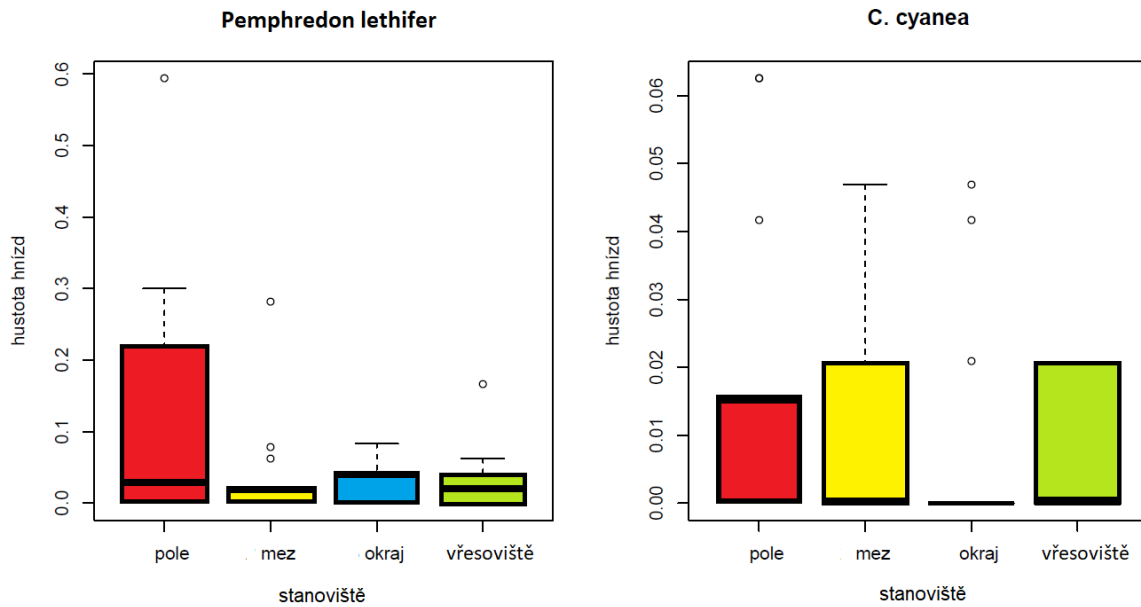
Na polních stanovištích dominoval **stopčík** (*Pemphredon lethifer*) a nejčastější kyjorožkou zde byla kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*). *Pemphredon lethifer* dosáhl nejvyšší hustoty hnízd ze všech biotopů právě na poli (9,88 % obsazených stonků). Jak ale můžeme vidět na obr. 24, medián hustoty hnízd stopčíků na poli se nacházel v přibližně stejných číslech jako u ostatních stanovišť. Zároveň zde ale máme stanoviště, kde byla hustota velmi vysoká. Na nejhustěji obsazeném stanovišti podíl stonků obsazených hnízdy stopčíků dosáhl dokonce 59,4 %. Průměr je tedy tažen nahoru několika stanovišti, která byla na hnízda stopčíka velmi hojná.

Na mezích byla nejdominantnější **kyjorožka černoretá** (*Ceratina nigrolabiata*) (5,03 % obsazených stonků) v závěsu se stopčíkem (*Pemphredon lethifer*) (3,66 % obsazených stonků).

Na okraji vřesoviště již převládala **kyjorožka zelenavá** (*Ceratina chalybea*), která zde dosáhla hustoty 11,49 % obsazených stonků společně s kyjorožkou černoretou (*Ceratina nigrolabiata*) (9,46 % obsazených stonků). Ostatní druhy jsou zde již výrazně upozaděny. Okraj vřesoviště preferovaly velmi podobné druhy jako vřesoviště, ale je zde patrný rozdíl v jejich denzitě.

Na vřesovišti byla nejdominantnějším druhem **kyjorožka zelenavá** (*Ceratina chalybea*) s hustotou **27,65 %** obsazených stonků. Jedná se o velmi vysokou hodnotu, uvědomíme-li si, že to znamená, že v každém čtvrtém stonku na vřesovišti hnízdila právě *Ceratina chalybea* (tab. 3). Vysokého zastoupení zde dosahovala i *Ceratina nigrolabiata* (11,74 % obsazených stonků). Oba tyto druhy jasně upřednostňují stanoviště vřesovištního charakteru, ale u *Ceratinny chalybey* je tento trend výraznější.



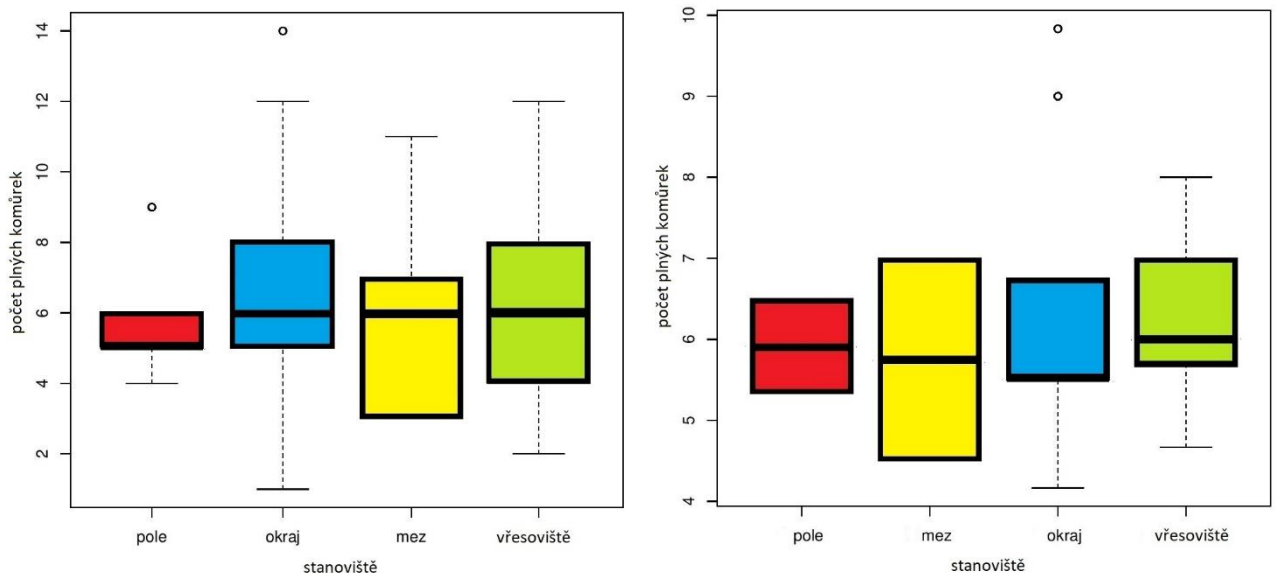


Obr. 24: Hustota hnízd nejpočetnějších druhů mezi stanovišti.

6.4 Počty komůrek

Počty zazásobených komůrek se u kyjorožky zelenavé neliší mezi stanovišti (anova, $p = 0,9312$).

U kyjorožky černoreté také nebyla zjištěna signifikantní závislost mezi počtem plných komůrek a stanovištěm (anova, $p = 0,3908$), ale je zde patrný trend vyššího počtu komůrek na vřesovišti a na okraji vřesoviště než na poli a na mezi (obr. 25).



Obr. 25: Počet plných komůrek mezi stanovišti u kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*, vpravo) a kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*, vlevo).

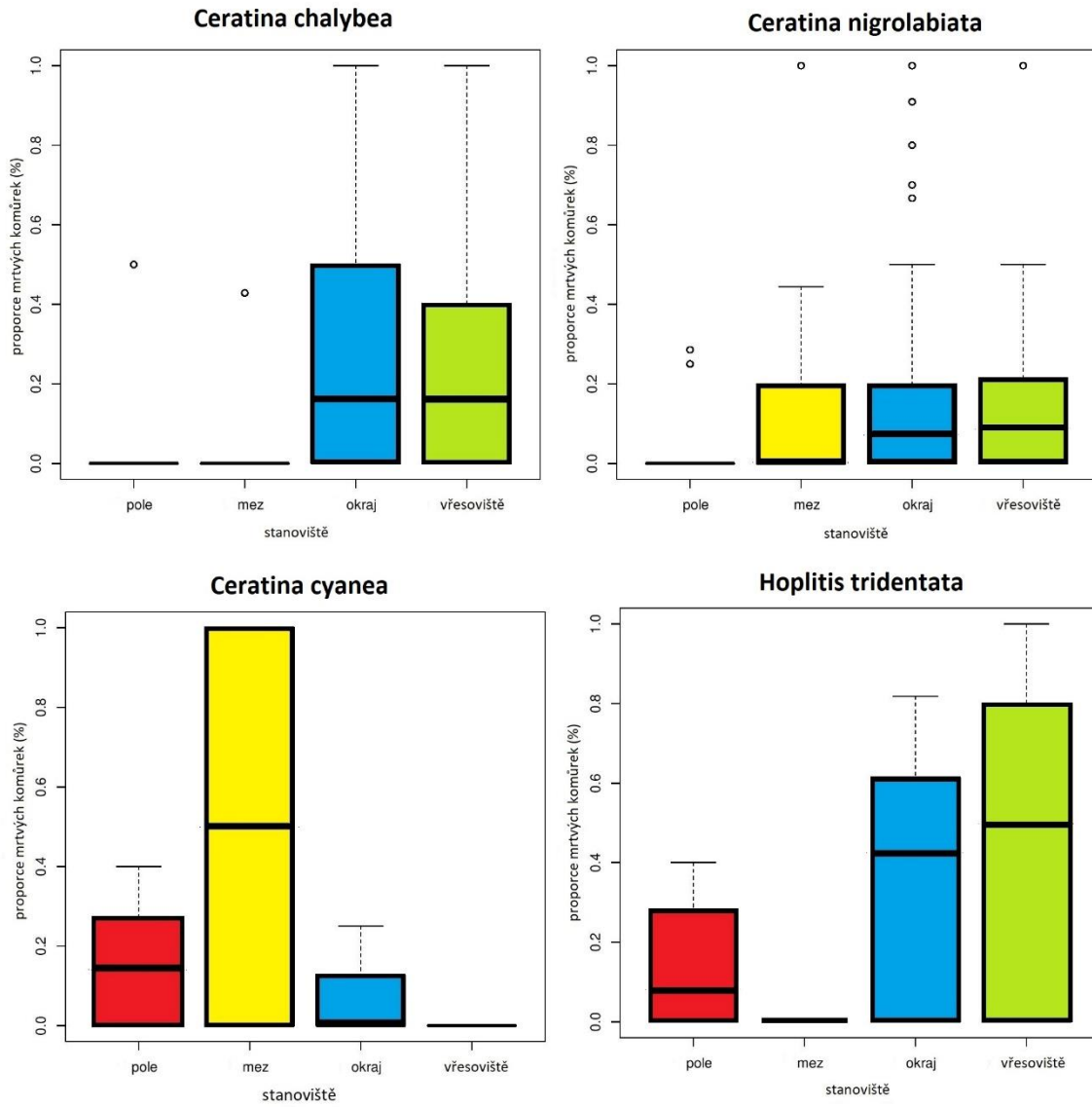
6.5 Mortalita potomstva

U kyjorožky zelenavé byly signifikantní rozdíly v mortalitě mezi stanovišti (binomial GLM, $p = 3,508e-06$, $N = 169$). Je zde jasný trend větší úmrtnosti na stanovištích s vyšším výskytem kyjorožky zelenavé (okraj vřesoviště a vřesoviště). Tento druh měl průměrně **1,67** mrtvých komůrek na hnízdo.

Stanoviště má signifikantní vliv na mortalitu u kyjorožky černoreté (anova, $p = 0,007115$, $N = 116$) a setkáváme se tu se stejným trendem jako u kyjorožky zelenavé, tedy vyšší mortalita u stanovišť s častějším výskytem kyjorožky černoreté (okraj vřesoviště a vřesoviště) (obr. 26). Kyjorožka černoretá měla průměrnou mortalitu **1,88** komůrky na hnízdo.

Rozdíly v mortalitě potomků mezi stanovišti byly u kyjorožky modravé nesignifikantní (binomial GLM, $p = 0,4425$). Přestože tento test nevyšel signifikantně, je z grafu patrné, že je zde trend vyšší mortality na stanovištích, kde je kyjorožka modravá čtenější (pole, mez) (obr. 26). Průměrný počet mrtvých komůrek u tohoto druhu byl **0,89** komůrky.

Mortalita zednice trojzubé se signifikantně liší mezi stanovišti (anova, $p = 1,951e-05$). Úmrtnost byla vyšší než u kyjorožek (obr. 26). Vyšší mortalita byla podobně jako u kyjorožek na stanovištích, kde byla zednice častější (vřesoviště, okraj vřesoviště). Zednice měla průměrně nejvyšší počet mrtvých komůrek na hnízdo (**3,23**).



Obr. 26: Mortalita potomků jednotlivých druhů blanokřídých v závislosti na stanovišti (vlevo nahoře *Ceratina chalybea*, vpravo nahoře *Ceratina nigrolabiata*, vlevo dole *Ceratina cyanea*, vpravo dole *Hoplitis tridentata*).

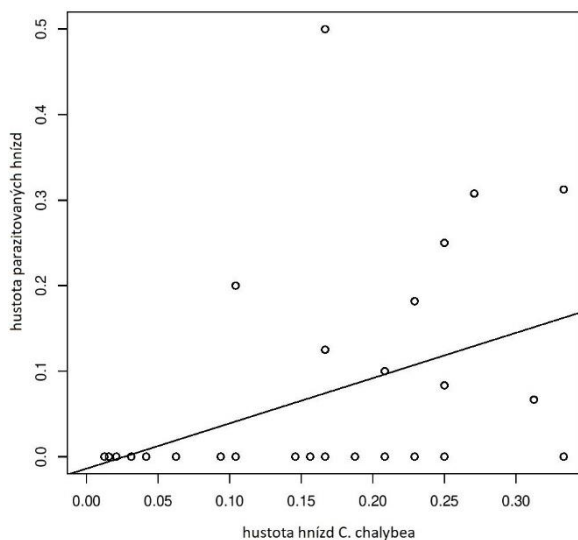
6.5.1 Parazitovanost

V analyzovaných hnízdech jsme se setkali se čtyřmi hlavními skupinami hnízdnicích parazitů: srpuška (*Gasteruption merceti*), lumek (*Hoplocryptus sp.*), zlatěnka (*Omalus*) a chalcidky (*Chalcidoidea*). Tyto druhy se liší svou parazitickou strategií.

Druhem s nejvyšším podílem parazitovaných hnízd byl stopčík (*Pemphredon lethifer*) s **11,9 %** napadených hnízd (tab. 4A). Nejvyšší parazitovanost měla hnízda ze stanovišť vřesoviště (**35,3 %**) a meze (**31 %**). Nejčastějším parazitem u stopčíka byly zlatěnky s podílem parazitovaných hnízd **10,6 %**. Zlatěnky se v hnízdech jiných druhů nevyskytovaly. (tab. 4B).

Kyjorožka černoretá dosahovala celkového podílu **12 %** parazitovaných hnízd a byla nejčastěji parazitována na stanovišti meze (**21,1 %**). Nejčastějším parazitem byli lumci s **5,3 %** podílu parazitovaných hnízd a srpušky (**4,7 %**). Chalcidkami byla hnízda tohoto druhu napadena jen zřídka (**1,8 %**) (tab. 4B).

Kyjorožka zelenavá měla celkovou parazitovanost **10,1 %** a byla nejčastěji napadena parazity na vřesovišti (**12,7 %**). Parazitována byla zejména chalcidkami (**13,3 %**). Lumky a srpuškami byla napadena jen vzácně (tab. 4B). Množství hnízd napadených parazity na stanovišti u tohoto druhu stoupalo se zvyšující se hustotou hnízd na stanovišti (obr. 27).



Obr. 27: Závislost hustoty parazitovaných hnízd kyjorožky zelenavé na hustotě hnízd kyjorožky zelenavé. Čím vyšší je na stanovišti hustota zahníždění, tím častěji jsou hnízda napadena parazity.

Tabulka 4A a 4B: A) podíl parazitovaných hnízd jednotlivých druhů mezi stanovišti, B) podíl hnízd napadených jednotlivými druhy parazitů mezi druhy hostitelů.

A Druh+biotop	podíl parazitovaných hnízd
<i>C. chalybea</i>	0,101266
mez	0
okraj	0,088235
pole	0
vřesoviště	0,126761
<i>C. nigrolabiata</i>	0,11976
mez	0,212121
okraj	0,090909
pole	0,055556
vřesoviště	0,114754
<i>P. lentifer</i>	0,191489
mez	0,310345
okraj	0,117647
pole	0,128205
vřesoviště	0,352941
průměr	0,130275

B	chalcidka	lumek	srpuška	zlatěnka
<i>C. chalybea</i>	0,133	0,012	0,004	0
<i>C. nigrolabiata</i>	0,018	0,053	0,047	0
<i>P. lentifer</i>	0,007	0,07	0,021	0,106

6.6 Hlídní hnízda

6.6.1 Hlídní u plných hnízd

Tento jev jsme testovali na plných hnízdech (FBN), kde hlídání matkou již není nutné, ale může napomáhat přežití potomků do dospělosti (Mikát 2016).

U kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*) byla matka přítomna v **73,5 %** (86 ze 117) ze všech odebraných hnízd. U **15,4 %** (17 z 117) hnízd byla ve vstupní chodbě přítomna pilinová zátka nasvědčující úmyslnému opuštění hnízda rodiči za účelem založení hnízda nového. Nebyl však zjištěn rozdíl v hlídání matkou mezi stanovišti (binomial GLM, N = 117, p = 0,13).

U kyjorožky černoreté, která je známa svou obourodčovskou péčí o potomstvo, byla matka přítomna u **45,31 %** (29 ze 64) plných hnízd. Přítomnost samce ve vstupní chodbě byla zaznamenána u **25 %** (16 ze 64) plných hnízd. V **18,75 %** (12 z 64) hnízd byl přítomen otec i matka. U **26,56 %** (17 z 64) hnízd nebyla přítomna matka ani hlídající samec, tato hnízda měla ve vchodu přibližně 1–2 cm dlouhou pilinovou zátku, která je důkazem úmyslného opuštění hnízda rodiči obvykle za účelem založení hnízda nového. Zbylých **21,88 %** (14 z 64)

hnízd, kde nebyl přítomný ani rodič ve vstupní chodbě, ani pilinová zátka, se dají považovat za osiřelá hnízda.

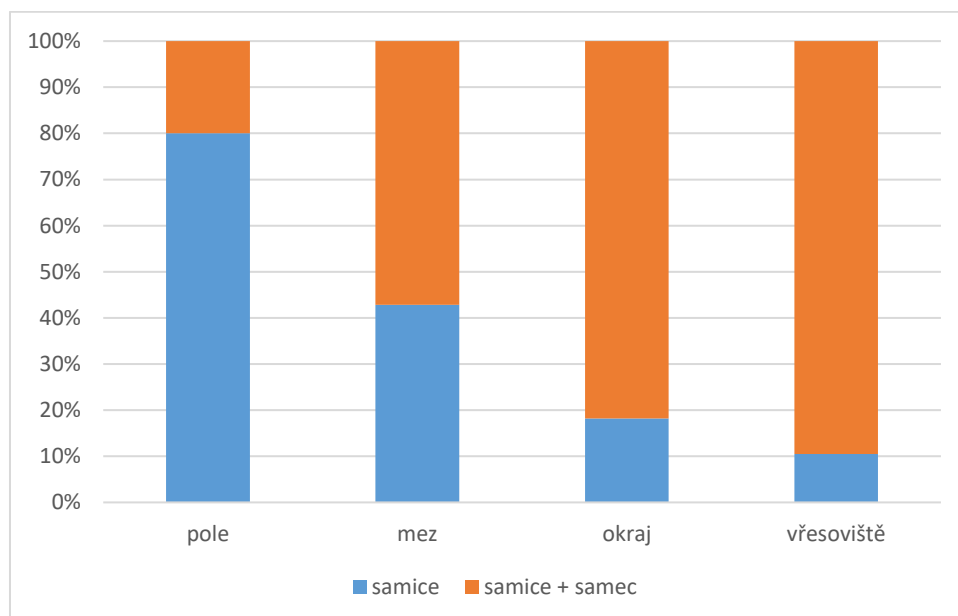
Přítomnost matky se mezi stanovišti signifikantně nelišila (anova, $N = 64$, $p = 0,674$).

6.6.2 Hlídaní u aktivních hnízd

U testování odlišností v obourodičovské péči u kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) mezi stanovišti jsme vycházeli z dat z aktivních hnízd (ABN), jelikož přítomnost samce je důležitá hlavně v této fázi hnízdění (Mikát et al 2019a).

Z aktivních hnízd kyjorožky černoreté byl samec přítomen v hnízdě v **62,75 %** (32 z 51) případů.

Podíl obourodičovsky hlídaných hnízd kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) se zásadně liší mezi stanovišti. Je patrný jasný gradient stoupající četnosti biparentálních hnízd na stanovištích s vyšším podílem vřesovištního charakteru (chí-kvadrát, $N = 42$, $p = 0,01034$) (obr. 28). Na stanovištích v poli bylo pouze **20 %** analyzovaných hnízd obourodičovských, na vřesovišti bylo obourodičovsky hlídaných hnízd **90 %**.



Obr. 28: Podíl biparentálně hlídaných hnízd ku maternálně hlídaným hnízdům v závislosti na stanovišti (%).

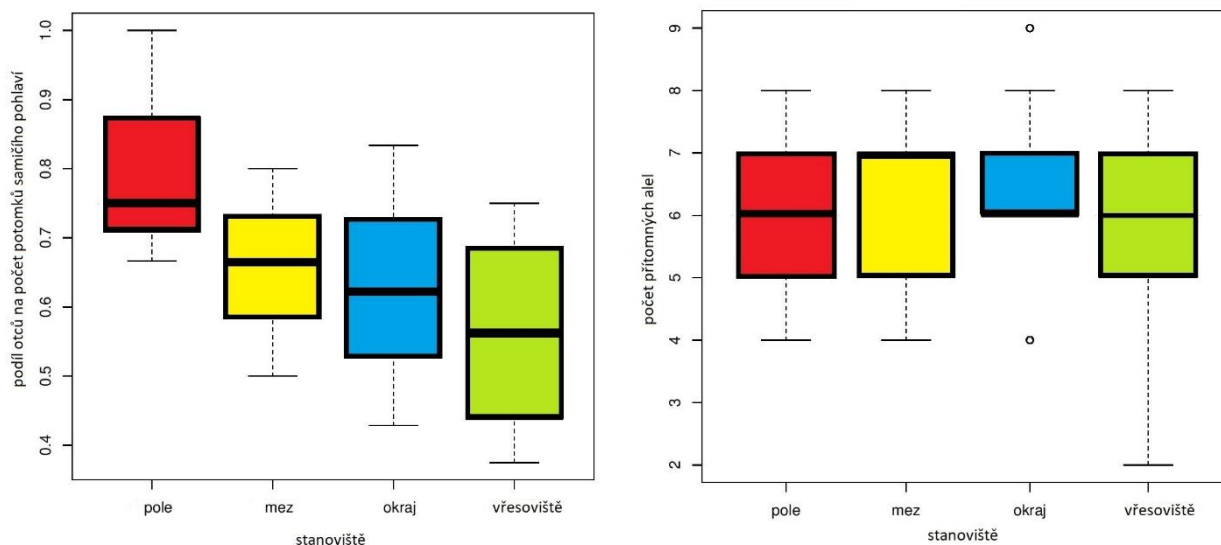
6.7 Počet otců potomků v hnízdech kyjorožky černoreté

Z analýzy mikrosatelitových lokusů se ukázalo, že na jednoho potomka samičího pohlaví v průměrném analyzovaném hnízdě kyjorožky černoreté připadá **0,66** otce (podíl počtu otců na počet dcer v hnízdě). V průměrném hnízdě měla také matka potomky s **4,23** různými otci.

Pořadí potomků v hnízdě se také neshoduje s pořadím páření a potomci jednotlivých otců se ve hnízdě střídají (obr. 29).

Počet otců na počet potomků samičího pohlaví se lišil mezi stanovišti. Tato hodnota byla nejvyšší na poli a na vřesovišti byla nejnižší. Biotopy mez a okraj vřesoviště tvořily gradient mezi těmito dvěma biotopy (obr. 30).

Porovnávali jsme také na základě mikrosatelitových lokusů, zda se liší heterozygotnost mezi biotopy. Zde jsme žádnou závislost nenašli, na všech stanovištích je přibližně stejné zastoupení alel v populaci (obr. 30).

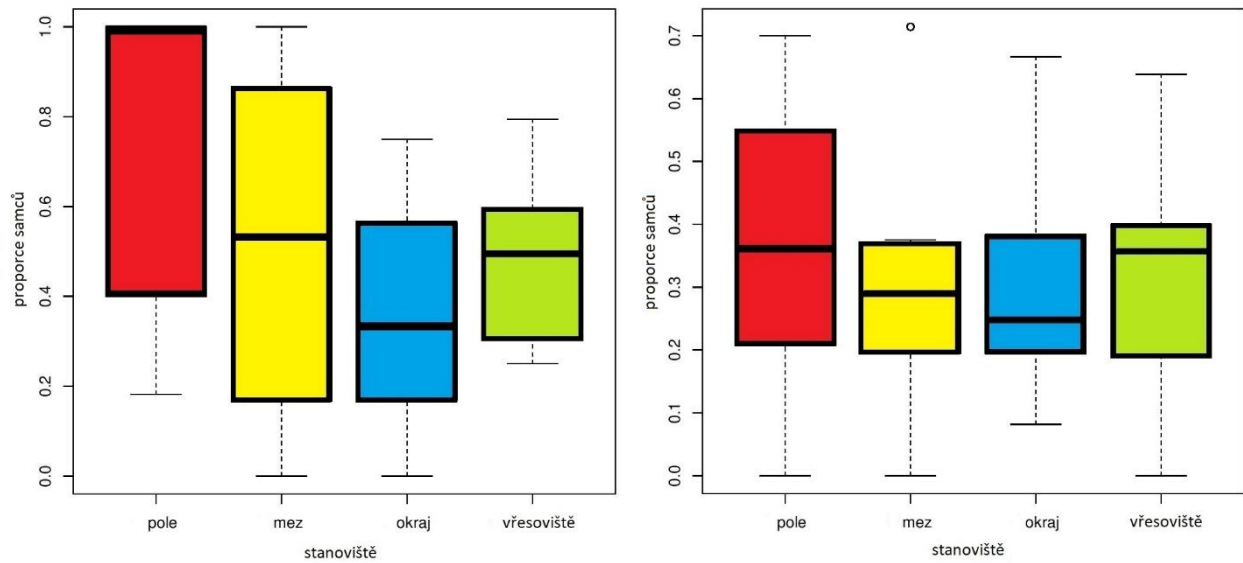


Obr. 30: Vlevo: Podíl otců na počet potomků samičího pohlaví ve vybraných hnízdech kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) v závislosti na stanovišti. Vpravo: počet lokusů, ve kterých je daná samice heterozygot z celkového počtu 10 lokusů u kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) v závislosti na stanovišti.

6.8 Poměr pohlaví

U kyjorožky zelenavé jsme vyšší počet samců zaznamenali na stanovištích pole a meze (anova, $N = 35$, $p = 0,0002737$). Na vřesovišti byl poměr pohlaví přibližně okolo 50 %. Na okraji tvořili samci pouze 37 % všech potomků (obr. 31).

U kyjorožky černoreté byl zaznamenán vyšší počet samců na stanovištích pole a vřesoviště (anova, $N = 41$, $p = 0,004445$). Test je ale pouze těsně signifikantní. Pozorujeme tedy jen mírné vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samců na stanovištích pole a vřesoviště (obr. 31).

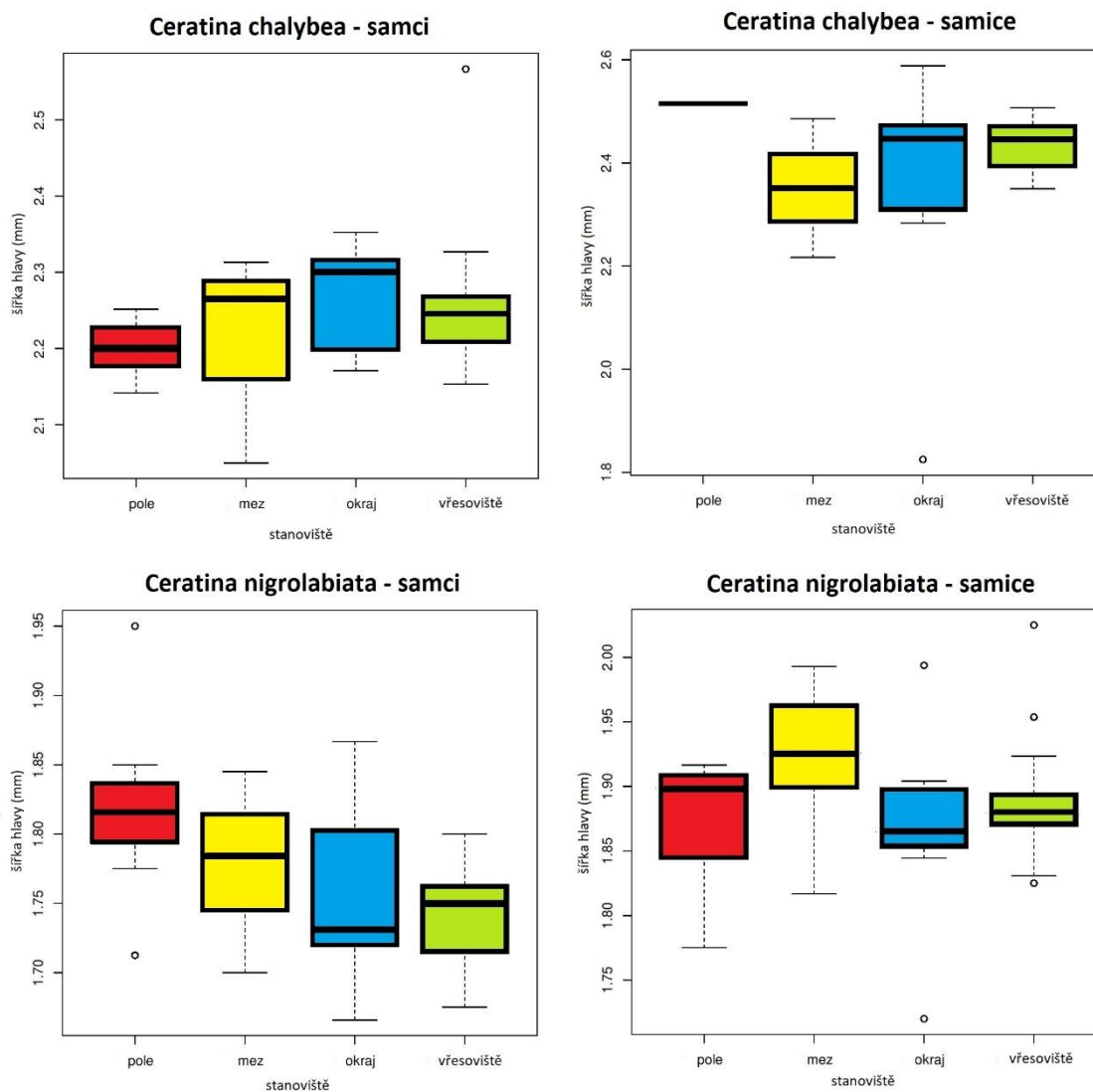


Obr. 31: Podíl samců v potomstvu u kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*, vlevo) a kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*, vpravo) v hnízdech mezi stanovišti.

6.9 Maternální investice

U kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*) nebyla u samců (anova, $p = 0,3817$) zaznamenána signifikantní závislost šířky hlavy jedinců na stanovišti (obr. 32). Podobně tomu bylo u samic tohoto druhu (anova, $p = 0,4156$), ani zde jsme nenalezli signifikantní závislost.

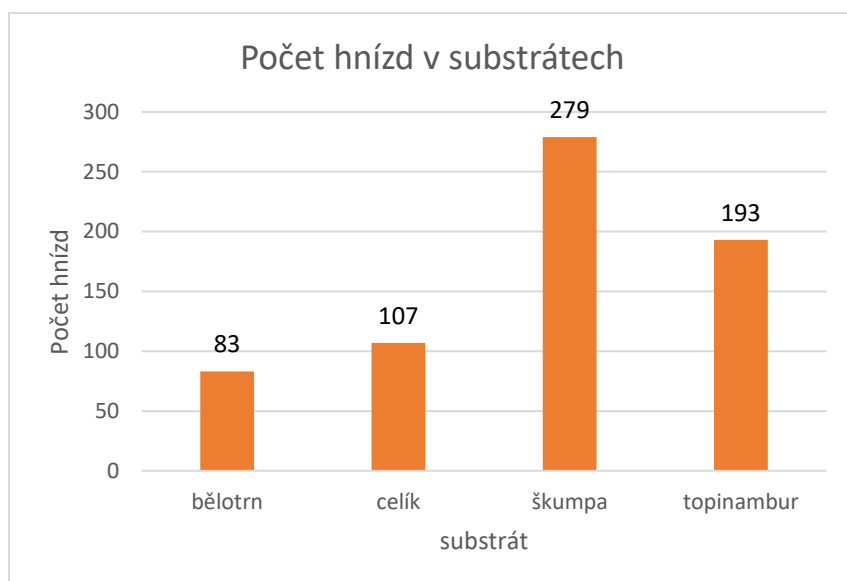
U samců kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) se maternální investice signifikantně liší mezi stanovišti (anova, $p = 0,04108$). Samci jsou větší na stanovištích polního charakteru a menší na vřesovištích nebo okraji (obr. 32). U samic se opět nesetkáváme se signifikantní závislostí (anova, $p = 0,2129$).



Obr. 32: Šířka hlav jednotlivých druhů kyjorožek podle pohlaví (mm)

6.10 Preference substrátu pro zahníždění

V této části se zaměřím na testování preference rostlinného substrátu pro zahníždění blanokřídlými. Ze čtyř nabízených substrátů (škumpa, celík kanadský, bělotrn kulatohlavý a slunečnice topinambur) byla nejčastěji obsazeným substrátem škumpa (43,32 %, N = 279), následovala slunečnice topinambur (29,97 %, N = 193) a celík kanadský (16,61 %, N = 107). Nejméně preferovaným substrátem byl bělotrn (12,89 %, N = 83) (obr. 33).



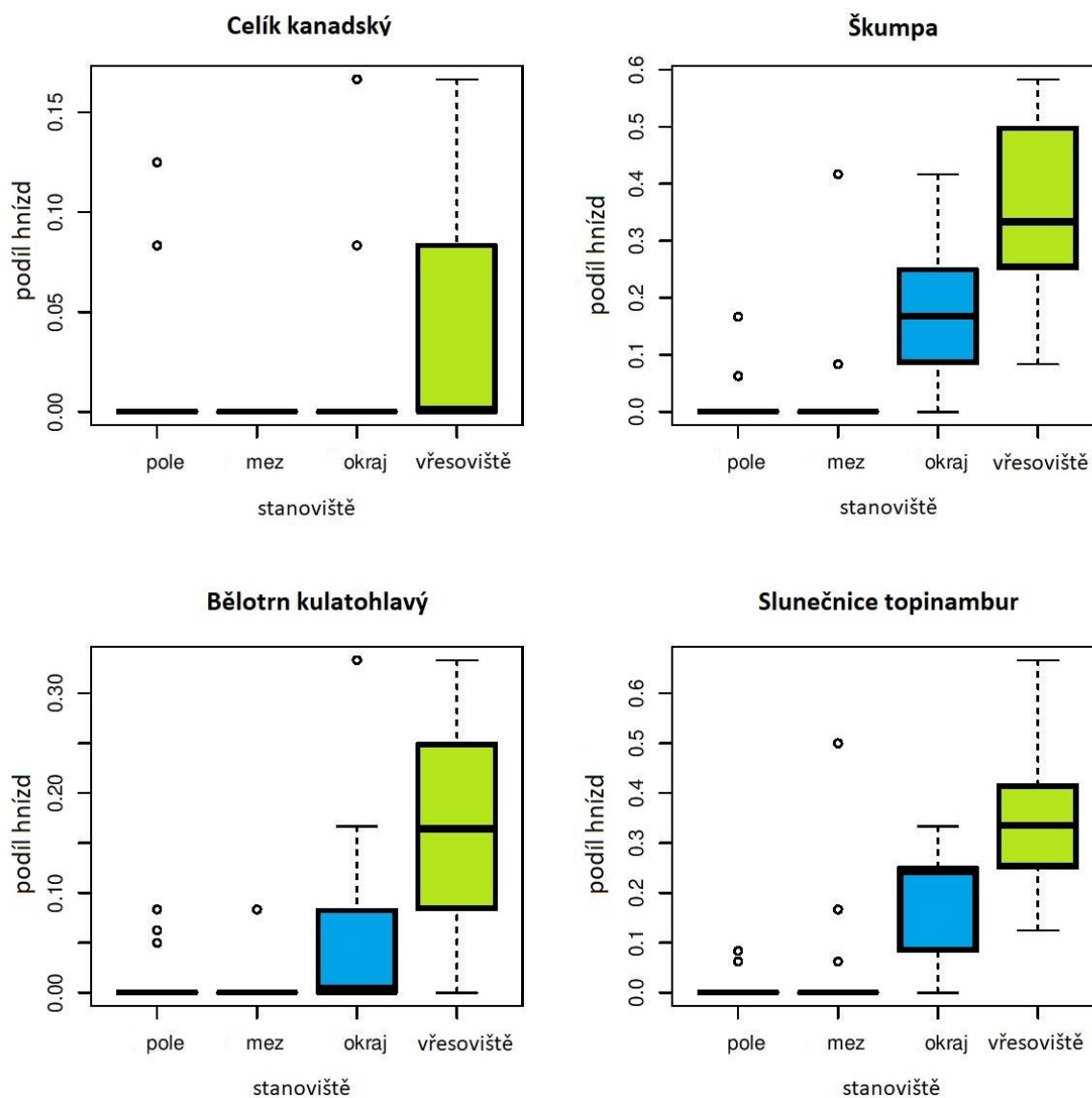
Obr. 33: Celkové počty hnízd blanokřídlých v jednotlivých substrátech

V nejobsazenějším substrátu škumpě nejčastěji hnízdil *Pemphredon lethifer*, který měl hnízdo v **16,15 %** ze všech nabídnutých stonků škumpy (tab. 5). V topinamburových stoncích již byla hustota hnízd stopčíka o hodně nižší (4,81 %). V bělotrnu a celíku se až na výjimky nevyskytoval téměř vůbec.

Ve škumpě také velmi často hnízdila kyjorožka zelenavá s obsazeností **14,13 %**.

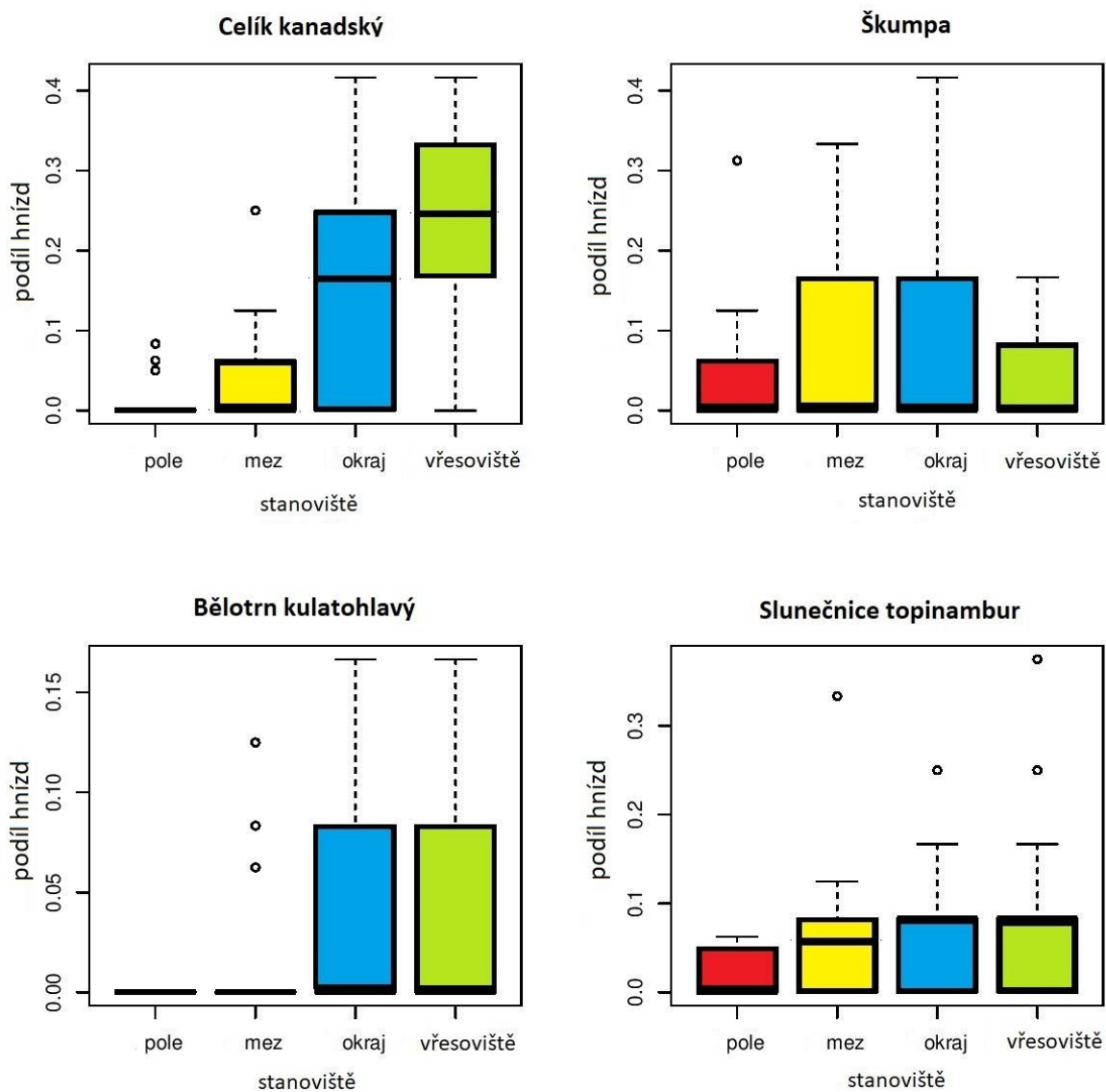
I ve slunečnici topinambur byla kyjorožka zelenavá velmi častá s obsazeností topinamburových stonků **14,75 %**. Tyto dva substráty preferovala na všech stanovištích (obr. 34). V bělotrnu tvořila hnízda kyjorožky zelenavé **6,52 %** a v celíku jen **2,02 %**.

Preference substrátu u kyjorožky zelenavé se nelišila mezi stanovišti (chí kvadrát, $p = 0,4654$).



Obr. 34: Podíl hnízd kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*) v jednotlivých substrátech mezi stanovišti.

Kyjorožka černoretá nejčastěji hnízdila v celíku kanadském, kde podíl stonků obsazených jejími hnízdy tvořil **11,34 %**, ve škumpě **6,83 %** a v topinamburu **5,75 %** již byla obsazenost nižší a v běloutrnu **2,33 %** (tab. 5). Signifikantně se u kyjorožky černoreté lišila její zahnížděnost v různých substrátech mezi stanovišti (chí kvadrát, $p = 0,00222$). Na vřesovišti a na okraji vřesovišť hnízdila nejčastěji v celíku kanadském. Naopak na poli a na mezi hnízdila hlavně ve škumpě a ve slunečnici topinambur (obr. 35).



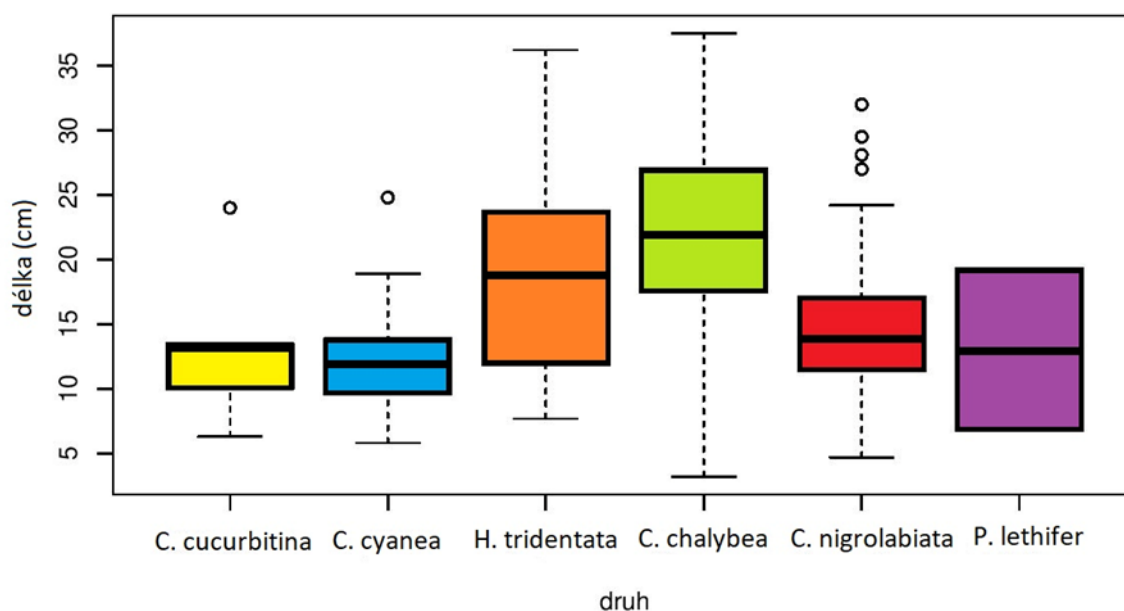
Obr. 35: Podíl hnízd kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) mezi stanovišti v jednotlivých substrátech.

Tabulka 5: Podíl celkového počtu stonků jednotlivých substrátů obsazených hnízdy jednotlivých blanokřídlých napříč všemi stanovišti.

	bělotrň	celík	škumpa	topinambur
<i>C. cucurbitina</i>	0,003106	0,012422	0	0,003106
<i>C. cyanea</i>	0,01087	0,009317	0,013975	0,020186
<i>C. chalybea</i>	0,065217	0,020186	0,141304	0,147516
<i>C. nigrolabiata</i>	0,023292	0,113354	0,068323	0,057453
<i>Pemphredon lethifer</i>	0,013975	0,01087	0,161491	0,048137
<i>Hoplitis tridentata</i>	0,003106	0	0,02795	0,006211
<i>Hylaeus kahri</i>	0,004658	0	0,006211	0,007764
<i>Pseudantinium nanum</i>	0,003106	0	0,004658	0,004658
<i>Trypoxylon spp.</i>	0,001553	0	0,009317	0,004658
celkem	0,128882	0,166149	0,43323	0,299689

6.11 Délka hnízda

Délka hnízda se značně lišila mezi jednotlivými druhy blanokřídlých kvůli rozličným hnízdním strategiím (obr. 36). Nejdelších hnízd dosahovala kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*) a délka jejich hnízd se signifikantně lišila od ostatních (TukeyHSD, průměrná délka = 22,12 cm), následovaná zednicí trojzubou (*Hoplitis tridentata*). Nejkratší hnízda dělala kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*).



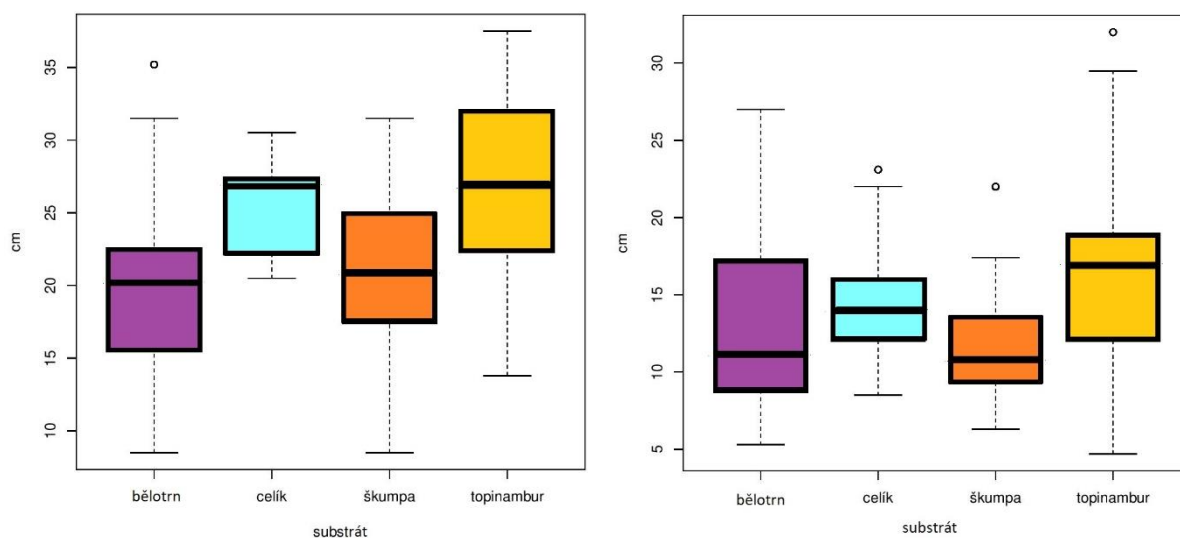
Obr. 36: Průměrné délky hnízd jednotlivých druhů blanokřídlých (cm).

Celková délka všech hnízd všech druhů kyjorožek se signifikantně neliší mezi stanovišti (anova, $p = 0,8583$).

Délka hnízd se u kyjorožky zelenavé se signifikantně neliší mezi stanovišti. Délka hnízd kyjorožky černoreté se liší mezi stanovišti (anova, $p = 0,006174$). Ta měla delší hnízda na stanovišti vřesoviště než na ostatních.

Délka hnízda se také může lišit mezi substráty. Toto platí u kyjorožky zelenavé (TurkeyHSD, $p = 0,0001471$), dělá delší hnízda ve slunečnici topinambur a zlatobýlu kanadském (obr. 37).

Kyjorožka černoretá má stejně dlouhá hnízda mezi substráty (anova, $p = 0,1892$).



Obr. 37: Délka hnízda v závislosti na substrátu – zleva: kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*), kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*).

6.12 Šířka stonku

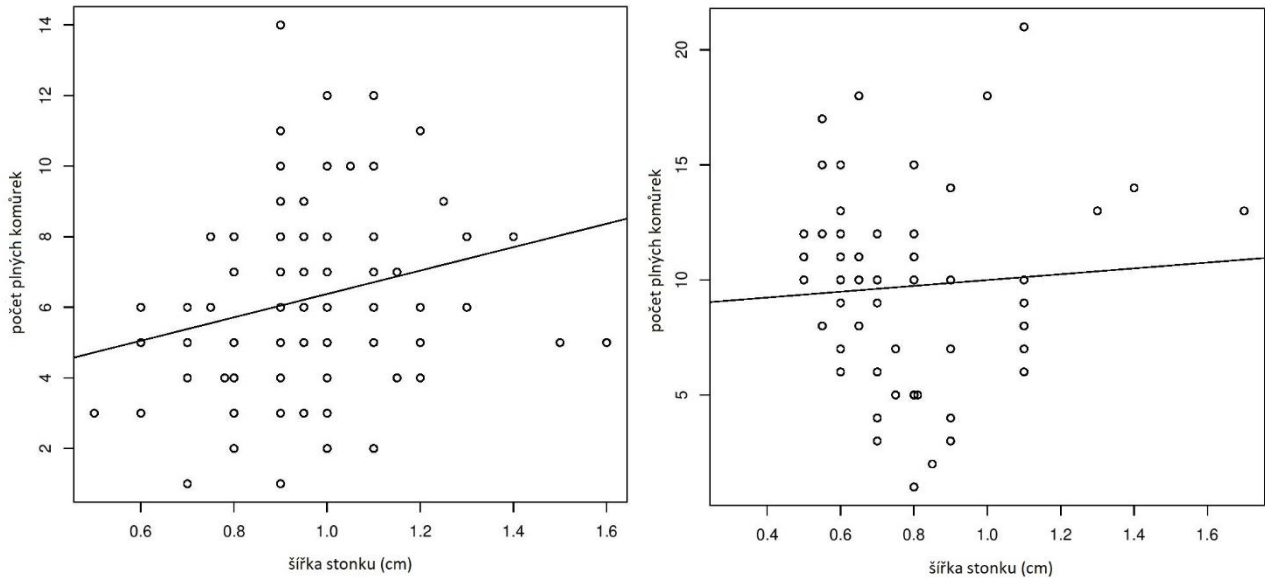
Šířka stonku může být také důležitým faktorem pro výběr stonku k zahrnutí. Nejtěnějším substrátem je celík kanadský, nejtlustším škumpa (tab. 6).

Tabulka 6: Průměrné šířky stonků a duše s hnízdy jednotlivých substrátů.

substrát	Ø šířky stonku (cm)	Ø šířky duše (cm)
škumpa	1,003	0,694
topinambur	0,892	0,634
celík	0,596	0,387
bělotrn	0,821	0,637

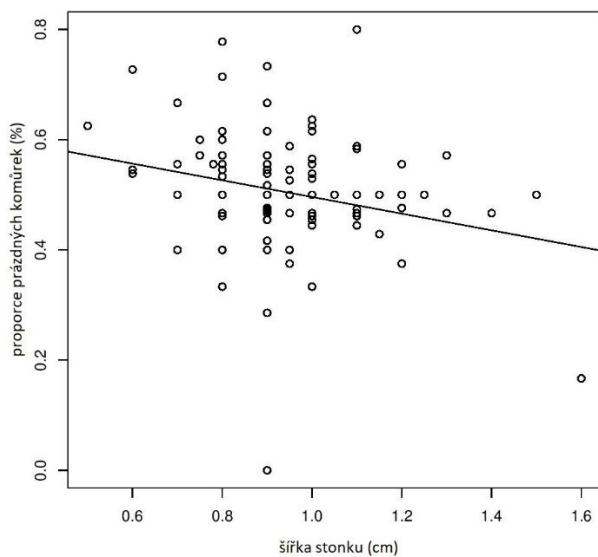
Kyjorožka zelenavá hnízdila ve stocích s průměrnou šířkou 0,943 cm, kyjorožka černoretá ve stoncích o průměrné šířce 0,754 cm. Kyjorožka černoretá měla hnízda průměrně ve stoncích se šířkou 0,905 cm a stopčík (*Pemphredon lethifer*) 0,975 cm.

U kyjorožky zelenavé se setkáváme se závislostí počtu plných komůrek na šířce stonku ($p = 0,01327$). Čím je stonek širší, tím více zazasobovaných komůrek je v hnízdě přítomno (obr. 38). U kyjorožky černoreté se s takovou závislostí neseťkáváme, šířka stonku tedy u tohoto druhu nemá vliv na počet plných komůrek (anova, $p = 0,5178$) (obr. 38).



Obr. 38: Závislost počtu plných komůrek na šířce stonku – zleva: kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*, kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*).

U kyjorožky zelenavé se setkáváme s rozdílem v tvorbě prázdných komůrek, které střídá ve svých hnízdech s plnými, v závislosti na šířce substrátu (obr. 39). Tento druh má v hnízdě tím větší podíl prázdných komůrek, čím je stonek užší ($p = 0,009482$).



Obr. 39: Závislost proporce prázdných komůrek na šířce stonku (cm) u kyjorožky zelenavé (*Ceratina chalybea*).

7 Diskuse

7.1 Obsazenost stonků

Celkově byla obsazena více než třetina nabídnutých stonků. Toto číslo je poměrně vysoké a můžeme díky němu vyrobené snopky a jejich umístění považovat za vhodné obecně pro výzkum hnízdění stonkových blanokřídlých. Obsazenost stonků se ale silně lišila mezi stanovišti. Hustota hnízd pravděpodobně silně závisí na úživnosti stanoviště (Centrella et al. 2019). Nejúživnějším stanovištěm s největším množstvím potravy je v tomto případě biotop vřesoviště. Nejabundantnějšími obyvateli snopků byly včely kyjorožky (*Ceratina*). K tomu může přispívat zejména jejich krátký ontogenetický vývoj potomstva, který rodičům umožňuje zahrnout vícekrát za rok, hlídání potomstva matkou (či otcem) a poměrně nízká mortalita potomstva (Rehan et al. 2010a, Mikát et al. 2016). Nejpočetnější kyjorožkou byla kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*), jejíž hnízda tvořila třetinu všech analyzovaných hnízd. Mimo tu se v námi rozmístěných stoncích vyskytovaly i jiné kyjorožky, jako kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*), kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*) a ojedinele i kyjorožka černá (*Ceratina cucurbitina*). Dalšími druhy hnízdících blanokřídlých byli i stopčík (*Pemphredon lethifer*) nebo zednice třízubá (*Hoplitis tridentata*). Je nutné si uvědomit, že stonky, které jsme pro zahrnutí připravovali, obsahovaly duši, tudíž v nich zahrnutí jiní blanokřídlí, než kdybychom nabídli stonky duté (např. rákos) (Bureš 2016). Je zajímavé, že zde dominuje právě kyjorožka zelenavá. V jižní Evropě na většině území dominuje rubikolním ekosystémům kyjorožka černá (*Ceratina cucurbitina*), která však na našich stanovištích hnízdila velmi řídko (Mikát et al. 2020b). Kyjorožky dominují také v Severní Americe, kde je velmi běžným druhem *Ceratina calcarata* (Daly 1973; Rehan & Richards 2010c), v pouštních oblastech je ale častější *Megachile odontostoma* (Howell et al. 2017). Studie zabývající se rubikolními ekosystémy z Austrálie naopak přítomnost kyjorožek vůbec nezaznamenala, zde dominovaly kutilky rodu *Pison* spp. (Wilson et al. 2020). Je to pravděpodobně z toho důvodu, že v Austrálii se vyskytuje pouze jeden druh kyjorožky *Ceratina australensis* (Dew et al. 2016). Naopak jsou zde častí rubikolní Allodapini, blízcí příbuzní kyjorožek (Tierney et al. 2000). V tropických oblastech, např. na Borneu, jsou kyjorožky opět časté (Rehan et al. 2009).

7.1.1 Pole

Na polních stanovištích byla zaznamenána nejnižší hustota využitých stonků, což je pravděpodobně způsobeno jejich odlehlostí od vřesovišť, kde se nachází hlavní populace blanokřídlých. Může to být také zapříčiněno nedostatkem potravy, jelikož se stanoviště

uprostřed polí nacházela obvykle daleko od kvetoucích rostlin. Kyjorožky opylují velmi široké spektrum rostlin (Rehan et al. 2016). Fakt, že některá pole byla oseta slunečnicí roční, tudíž by zde s nedostatkem potravy neměl být problém, spíše nasvědčuje tomu, že se hnízdní příležitosti v poli nacházely příliš daleko od vřesovišť s vysokou hustotou populace. Slunečnice roční kvete od června do srpna, což je doba nejvyšší aktivity zásobování komůrek u kyjorožek (Minckley et al. 1994, Mikát 2014), takže by měly mít dostatek pylu k zásobování komůrek. Tschrantke 1998 et al. ale uvádí, že se zvyšuje četnost samotářských včel nikoli v závislosti na abundanci kvetoucích rostlin, ale na rozmanitosti rostlinných druhů, která byla na těchto monokulturních polích nízká. Je tedy možné, že se zde setkáváme s podobným trendem.

7.1.2 Mez

Meze jsou významným krajinným prvkem, který je zásadní v monotónní agrární krajině a může mít významný vliv na migraci organismů v krajině (Taylor et al. 1993; Chvojka 2018). Předpokládá se, že tyto pruhy porostu mezi hranicemi polí mohou sloužit jako refugium a migrační koridor pro pohyb mezi izolovanými ostrovy přirozených biotopů (Benton et al. 2003). Na mezích byla zjištěná hustota obsazených stonků mírně vyšší než na poli, ale stále byla v porovnání se stanovišti okraj vřesoviště a vřesoviště poměrně malá. Nacházelo se zde méně hnízd než na poli, což je nejméně ze všech stanovišť. Zjištěná menší abundance hnízd na mezích než na polích je způsobena pravděpodobně chybou měření kvůli příliš malému počtu odebraných hnízd. Důležité je ale to, že náš výzkum neukazuje, že by meze byly podstatně vhodnější pro zahnízdění než izolované ostrůvky v polích. Je to nejspíše dáno dobrou letovou schopností blanokřídlých (Westphal et al. 2006). Jedno stanoviště se ale nacházelo ve více jak kilometrové vzdálenosti od nejbližšího vřesoviště a nezaznamenali jsme tu ani jediné zahnízdění blanokřídlých. Tato vzdálenost je tedy již příliš vysoká. Na mezích bylo zpravidla v okolí snopků výrazně větší množství kvetoucích rostlin než na poli a rozdíl v hustotě využitých stonků je přitom poměrně marginální. Nepodařilo se nám tedy potvrdit roli mezí v migraci hmyzu mezi biotopy, což může být dáno i poměrně nesourodými typy mezí, na které jsme snopky umístili (jak meze tvořené křovinami, tak bylinami). Na některých stanovištích na mezi hustá vegetace přerostla snopky a znemožnila proto hnízdění blanokřídlých. Tento jev proto mohl snižovat celkové množství zaznamenaných hnízd na mezích.

7.1.3 Okraj vřesoviště

Okraj vřesoviště tvoří hranici různých biotopů. Na rozdíl od mezí, které tvoří hranici mezi stejným biotopem, se zde ale dotýkají dva zcela odlišné biotopy, na hmyz nejchudší pole a nejbohatší vřesoviště. Cílem tedy bylo zjistit, jak se zde projevují vlivy obou těchto biotopů. Je známo, že někdy bývají hranice ekosystémů druhově nejbohatší, neboť se zde prolínají druhy typické pro oba ekosystémy (Duelli et al. 2002). Na tomto biotopu jsme zaznamenali nejvyšší počet hnízdících druhů spolu s vřesovištěm. Ta byla na těchto dvou biotopech výrazně vyšší než na mezi a poli, kde byla biodiverzita opět srovnatelná. Nezaznamenali jsme tedy, že by okrajové stanoviště bylo druhově bohatší než vřesoviště, což by se podle teorie, že ekotony jsou druhově nejbohatší, dalo předpokládat (Duelli et al. 2002). Hustota obsazenosti stonků (43,43 %) i hnízd (28,43 %) zde byla v porovnání s biotopy pole a mez velmi vysoká. Projevuje se zde vliv vřesoviště, kde byla hustota hnízd nejvyšší, ale zároveň zde vidíme, že je tu hustota znatelně nižší než na vřesovišti. Většina druhů preferující biotop vřesovištního charakteru tedy vyhledává jeho střed, nikoliv hranici s potenciálně nehostinným biotopem. Na okraji vřesovišť byla vyšší přítomnost různých polních plevelů, které mohou sloužit jako potrava pro blanokřídlé. Tyto rostliny ale kvetou spíše na jaře než v létě a většinou nekvetou v době aktivity rubikolních blanokřídlých (Kaplan 2019).

7.1.4 Vřesoviště

Xerothermní vřesoviště představují ideální habitat pro většinu místních rubikolních blanokřídlých, jelikož se zde nachází dostatek hnízdních příležitostí a potravy. Není proto překvapením, že jsme zde zjistili nejvyšší koncentraci hnízd na stanoviště, stejně jako nejvyšší obsazenost stonků jakýmkoli obyvatel. Vřesoviště měla charakter malých ostrůvků tohoto biotopu. V malém ostrovu původního ekosystému může docházet k vyšším konkurenčním tlakům na jedince a zvyšuje se vnitrodruhová i mezidruhová kompetice (Watson 2002; Howell et al. 2017; Falcón-Brindis et al. 2020). Stejně tak se zde můžeme setkat s vyšší hustotou hnízd, jelikož jsou jedinci nuceni se vejít na malou rozlohu. Např. studie Howell et al. 2017 uvádí, že na malých fragmentech ekosystému je větší hustota hnízd než na velkých, také zde samice rychleji dokončují svá hnízda a byla zde vyšší parazitovanost (pravděpodobně v důsledku vyšší populační hustoty hostitele). Domníváme se, že na vřesovišti je pravděpodobně množství hnízdních příležitostí více limitujícím faktorem než množství potravy.

7.2 Biotopové preference druhů

Kyjorožka zelenavá a kyjorožka černoretá silně preferovaly biotopy vřesoviště a okraj vřesoviště oproti mezi a poli. Upřednostňují tedy spíše přirozené prostředí před agrární krajinou. **Kyjorožka zelenavá ale biotop vřesoviště preferovala výrazně striktněji než kyjorožka černoretá.** Z celkového počtu zanalyzovaných hnízd kyjorožky zelenavé bylo 11 % ze stanovišť pole nebo mez, u kyjorožky černoreté tato hodnota činila třetinu. Důvodem jejich vysokého počtu na vřesovištích je pravděpodobně jejich schopnost vykompetovat jiné druhy, které zde hnízdily ve výrazně nižším zastoupení. Kyjorožka zelenavá je většího vzrůstu než ostatní kyjorožky (Macek et al. 2017). Tato skutečnost jí dává při kompetici důležitou výhodu (Blackenhorn 2000; Chole et al. 2019). Dalším důvodem mohou být i větší požadavky na množství potravy pro krmení potomstva u kyjorožky zelenavé kvůli své větší velikosti (Mikát 2014).

Na vřesovišti byla častější hnízda i druhů jako je zednice trojzubá (*Hoplitis tridentata*), maskonoska (*Hylaeus kahri*), kyjorožka černá (*Ceratina cucurbitina*) nebo dřevorečka (*Trypoxylon* sp.). Nebyl však odebrán dostatečný počet těchto hnízd, aby bylo možné preferenci statisticky testovat. **Pro většinu druhů je tedy vřesoviště nejvhodnějším biotopem.**

Stopčík (*Pemphredon lethifer*) a kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*) naopak upřednostňovali stanoviště pole nebo mez. Tři čtvrtiny hnízd stopčíků se nacházelo na poli či na mezi. Příčinou tohoto jevu může být jejich potravní preference. Na rozdíl od kyjorožek, stopčící zásobují svá hnízda mšicemi. Těch může na polích být mnohem větší množství než na vřesovišti, jelikož pole tvořená jednou plodinou umožňují jejich snadnější přemnožení (Čamprag et al. 1975). Tohoto mohou stopčící využívat, jelikož se jim zde nabízí velký rezervoár potravy. Zjistili jsme také, že stopčící byli výrazně abundantnější na stanovištích nacházející se v kukuřičných polích než na polích slunečnicových. Je tedy možné, že se zde na kukuřici mšice přemnožily.

Tři čtvrtiny hnízd kyjorožky modravé se nacházely na poli či na mezi. Tato hodnota může být zkusena poměrně nízkým počtem odebraných hnízd kyjorožky modravé (N = 36). I tak zde ale vidíme jasnou preferenci agrárních stanovišť. Podle studie (Mikát 2014) prováděné na Havranickém vřesovišti, kde bylo zanalyzováno 18 hnízd *C. cyaney*, dělá kyjorožka modravá průměrně 2,83 komůrek na hnízdo. Pokud by toto platilo, nabízí se vysvětlení, že kyjorožka modravá vyhledává polní stanoviště kvůli menší parazitovanosti a menším

konkurenčním tlakům. Je z našich čtyř kyjorožek konkurenčně nejslabší kvůli své malé velikosti a zároveň nemá obourodičovskou péči jako kyjorožka černoretá (Mikát 2014; Mikát et al. 2019a). Na poli ale netrpí nedostatkem potravy, protože nedělá vysoké množství plných komůrek, které vyžadují velké množství pylu. V mé práci jsme zanalyzovali 9 plných hnízd kyjorožky modravé a průměrný počet komůrek činil 6,55 komůrek na hnízdo. Pro tento počet komůrek by už *C. cyanea* potřebovala podobné množství pylu jako ostatní kyjorožky. Je tedy možné, že *C. cyanea* dělá ve skutečnosti větší množství komůrek na hnízdo, než jsme se domnívali. Ani jedna ze studií ale nenabízí uspokojivý počet odebraných hnízd k učinění závěru.

Dalším možným vysvětlením může být působení přílišným konkurenčním a parazitickým tlakům, které působí na vřesovišti, kde je velmi vysoká populační hustota kyjorožek. Konkurenčně slabší kyjorožka modravá může být vykompetovaná a následně nucena hledat jiné místo k zahnízdění. Kyjorožka modravá může být konkurenčně nejslabší z důvodu, že je společně s kyjorožkou černoretou nejmenší (Mikát 2014). Všechny ostatní místní kyjorožky také mají obranu proti parazitům – obourodičovské hlídání u kyjorožky černoreté, prolézání a čištění potomků u kyjorožky černé a tvorba prázdných komůrek u kyjorožky zelenavé. Je tedy nejzranitelnější vůči parazitům (zejména srpuškám kladoucích vstupní chodbou) a může si z tohoto důvodu raději vybrat stanoviště, kde jsou paraziti méně častí.

Z těchto výsledků vyplývá, že existují druhy, které jasně **preferují stanoviště vřesovištního charakteru** (*Ceratina chalybea* a *Ceratina nigrolabiata*) a druhy, které **upřednostňují biotopy polní** (*Ceratina cyanea*, *Pemphredon lethifer*). Biotopy mezi a okraje vřesoviště tvoří jakýsi přechod mezi těmito dvěma, ale okraj vřesoviště je bližší druhové skladbě vřesoviště a meze polím. Také jsme u žádného z druhů nezjistili, že by byl na biotopu mez či okraj vřesoviště nejčastější.

7.3 Mortalita potomstva

Kyjorožky (*Ceratina*) jsou silnými **K-stratégy** (Mikát 2014), o čemž svědčí i hlídání potomstva matkou (Richards et al. 2011; Mikát et al. 2016), obourodičovská péče u kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) (Mikát et al. 2019a) nebo prolézání hnízda a čištění potomků, se kterým se můžeme setkat u kyjorožky černé (*Ceratina cucurbitina*) (Mikát 2020b). Tvoří také celkově menší počet zazásobovaných komůrek na jedno hnízdo v porovnání s jinými blanokřídlými (Johnson 1990). Mortalita potomků je u nich díky jejich

K-strategii oproti jiným rubikolním blanokřídlým poměrně nízká (Minckley & Danforth 2019).

Mortalita potomstva se u kyjorožek pohybovala přibližně okolo 15–20 %. U všech druhů můžeme vidět jasnou závislost mezi populační denzitou a mortalitou potomků, s vyšší úmrtností se setkáváme na stanovištích s větším počtem hnízd. Těmi jsou v případě kyjorožky černoreté a zelenavé stanoviště vřesoviště a okraj vřesoviště. Tato závislost byla zjištěna i v jiných studiích, např. Falcón-Brindis et al. 2020.

I u kyjorožky modravé se můžeme setkat s vyšší mortalitou na stanovištích, kde byla častější (pole a meze), i když zde vyšel test mortality nesignifikantně. Z grafického znázornění je ale patrná závislost a nesignifikance je pravděpodobně dána malým počtem zanalyzovaných hnízd.

Vysvětlením tohoto jevu může být vyšší hustota predátorů a parazitů na místech s vyšší populační hustotou jejich hostitelů (Arneberg et al. 1988; Nooten & Rehan 2019).

Zahnížděním na nepreferovaném stanovišti se tedy kyjorožky mohou vyhnout nebezpečí v podobě parazitů a predátorů. Stejně funguje i četnost nemocí a infekcí v populaci, jedinci izolovaní od hlavní populace mají menší pravděpodobnost nákazy (Kadi et al. 2020).

Celková mortalita zednice trojzubé (*Hoplitis tridentata*) byla v průměru podobná jako u kyjorožek (kyjorožky – 20,60 %, zednice – 20,03 %). Setkáváme se zde ale s dvojnásobně vyšší mortalitou na stanovištích, která zednice preferovala (vřesoviště a okraj), kde mortalita dosahovala 40–50 %. Zednice trojzubá na rozdíl od kyjorožek nehlídá hnízdo do dospělosti a po dokončení stavby komůrek ho pouze zacpe zátkou z rozžvýkaných listů (Macek & al. 2017). Dělá ale vyšší počet plodových komůrek než kyjorožky. Řadí se tedy v rámci včel mezi **R-stratégy**. Zednice jsou z tohoto důvodu náchylné vůči parazitům, kteří se právě na stanovištích vřesoviště a okraj vřesoviště nacházejí v hojném počtu. Pokud tedy zahnízdí na nepreferovaném stanovišti a podaří se jí zde získat dostatek potravy pro zazásobení komůrek, většina jejích potomků dosáhne dospělosti. *Hoplitis tridentata* ale potřebuje mnohem více pylu pro tvorbu komůrek s potomky než kyjorožky, jelikož je vzrůstem větší. To může být důvodem, proč preferuje přirozená stanoviště, i když je zde vystavena vyššímu tlaku parazitů.

7.4 Hlídní hnízda

Kyjorožky jsou známé hlavně díky své intenzivní péči o potomstvo a hlídání hnízd, které u některých druhů trvá až do dospělosti potomků (Rehan & Richards, 2010a; Mikát et al.

2016; Mikát & Straka 2021a). Tato péče výrazně snižuje mortalitu potomstva díky ochraně proti parazitům a predátorům, kteří by chtěli do hnízda proniknout přes vstupní chodbu (Howell et al. 1967; Mikát et al. 2016).

U kyjorožky zelenavé hlídá hnízdo matka až do dospělosti, přibližně ve třetině případů hnízdo opouští (Mikát et al. 2016; Mikát & Straka 2021a). Stejně tomu bylo i u námi odebraných plných hnízd a přítomnost matky se výrazně nelišila mezi stanovišti, jak je to u plných hnízd kyjorožky černoreté.

Kyjorožka černoretá je výjimečná svou péčí o potomstvo, jelikož se u ní na hlídání hnízda v jeho aktivní fázi podílí i samec (Mikát et al. 2019a). V našem experimentu jsme se ale setkali s výrazně odlišným poměrem obourodičovsky a maternálně hlídaných hnízd mezi stanovišti. Z našich výsledků je patrný jasný gradient, že s rostoucím agrárním charakterem krajiny ubývá obourodičovsky hlídaných hnízd a přibývá hnízd hlídaných pouze matkou. Tato skutečnost je velmi zajímavá, jelikož kyjorožka černoretá byla až doposud brána za striktně obourodičovskou ve fázi aktivního hnízda a situace, kdy samec přítomen nebyl, byla považována za osíření, nikoli alternativní strategii (Mikát et al. 2019a). Vysvětlením může být nízká populační hustota kyjorožek na polních stanovištích, kde může být pro samečka těžké najít hnízdo se samicí. Na poli se totiž kvůli nízké populační denzitě samci nezdržují (i když se zde vylíhnou, tak emigrují na místo, kde je jednodušší najít partnerku ke spáření). Samička tedy naklade neoplozená vajíčka a hnízdo kvůli absenci otce hlídá sama. Tato matka by následně měla pouze samčí potomky (Geber & Klostermayer 1970). Na poli ale byla častá i hnízda, která byla hlídána pouze matkou, ale měla i samičí potomky, tudíž musela být oplozena. Samička mohla být spářená před dlouhou dobou (díky schopnosti skladovat spermie ve spermatece). To, že se v hnízdě, kde převažují samci vyskytne i samičí potomek, nemusí tedy znamenat, že byla samice napárena recentně. Po spáření samec hnízdo může opustit a nahradit ho jiný, nemusí k tomu ale dojít vždy (Mikát et al. 2019a). Na poli je ale samců nedostatek a samice zde tedy musí často hlídat po většinu času hnízdo samy.

Toto zjištění může naznačovat, že kyjorožka černoretá je pouze fakultativně obourodičovským druhem a že hlídání otcem není nutné k úspěšnému odchování potomků.

7.5 Počet otců v hnízdě kyjorožky černoreté

Kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*) je typická tím, že v jednom hnízdě mají potomci různé otce. Aktuálně hlídající samec ve vstupní chodbě tedy obvykle není otcem žádných

z potomků nebo jen malé části (Mikát et al. 2019a). Dcery jednotlivých otců nejsou v hnízdě seřazeny, ale mohou se střídat. Je ale častější, že dcery od jednoho otce jsou v komůrkách poblíž u sebe (Mikát 2014; Mikát et al. 2021b). Střídání dcer různých otců v hnízdě je umožněno schopností matky uchovávat sperma ve spermatéce.

I v námi analyzovaných hnízdech jsme se s tímto jevem setkali. Nejvyšší počet potomků různých otců v jednom hnízdě byl 8. Porovnávali jsme, zda se liší počet otců potomků mezi stanovišti a zaznamenali jsme nejvyšší počet otců na počet potomků na polních stanovištích. Nejnižší počet otců byl na vřesovišti (obr. 30). Na poli mohlo být více otců v jednom hnízdě, protože páření se samci probíhalo ještě před založením hnízda a toto sperma nebylo přebyto spermatem nového samce, který by samici spáril během kladení vajíček, jak k tomu mohlo dojít na vřesovišti. Sperma uchované ve spermatéce vydrží velmi dlouho, u japonské *Ceratiny flavipes* i přes zimu (Kidokoro et al. 2006).

Také jsme zjišťovali, zda na poli nejsou častější homozygotní jedinci a je zde menší počet vyskytujících se alel, což by naznačovalo izolovanosti populace zde hnízdících jedinců (Flegr 2005; Rosenberg & Jakobsson 2008). Z našich výsledků jsme nezaznamenali žádný signifikantní rozdíl v četnosti alel mezi biotopy. **Toto zjištění naznačuje, že na poli hnízdí pouze jednotliví jedinci tohoto druhu, kteří byli vytlačeni z vřesoviště a nevytváří zde samostatnou populaci. Také zde i přes možný nedostatek samců nedochází k imbreedingu.**

7.6 Poměr pohlaví

U většiny blanokřídlých se setkáváme se schopností vědomě před oplozením rozhodnout, jaké pohlaví bude mít nakladené vajíčko. Před nakladením vajíčka je totiž samice schopna rozhodnout, zda na vajíčko vpustí sperma ze spermatéky, či nikoliv (Geber & Klostermayer 1970). Zároveň je známo, že samci potřebují ke svému vývoji méně potravy než samice (Richards et al. 2011, Johnson 1988).

U kyjrožky zelenavé (*Ceratina chalybea*) jsme zjistili výrazné vychýlení pohlaví ve prospěch samčích potomků na polních stanovištích. Toto zjištění může poukazovat na to, že matka nenašla samce ke spáření, důsledkem čehož nakladla pouze neoplozená vajíčka, ze kterých vznikají samci. Nabízí se i druhý scénář, kdy samice je již napářená, ale dobrovolně se rozhodne produkovat samce z důvodu, že si je vědoma toho, že nebude mít dostatek potravy na zazásobení stejného počtu komůrek samičího potomstva (Rosenheim et al. 1996).

Pravděpodobně zde působí oba tyto vlivy zároveň. Tyto mechanismy by ale vedly k tomu, že

by se nacházela přemíra samců v další generaci na poli. S tím se ale nesetkáváme, naopak se domníváme, že je samců na poli nedostatek. Vysvětlením může být to, že z důvodu nízké populační hustoty se samečkům nedaří najít samičky ke spáření a odletí hledat samice do míst s vyšší populační hustotou (vřesoviště).

U kyjorožky černoreté bylo zjištěno mnohem mírnější vychýlení poměru pohlaví potomků ve prospěch samců na stanovištích pole a vřesoviště. Důvodem, proč je zde vychýlení mírnější, může být menší striktnost preference stanovišť než u kyjorožky zelenavé, tudíž i o něco větší populační hustota jedinců. Samice kyjorožky černoreté tedy mají vyšší pravděpodobnost nalezení samce ke spáření a je zde menší četnost hnízd s neoplozenými potomky, která by byla výhradně samčí. Dalším nabízejícím se zdůvodněním je fakt, že kyjorožka černoretá je na vřesovišti vytlačena do tenčích stonků (kapitola 6.5.1). Jelikož jsou samci tělesně menší než samice, může být matka donucena naklást samčí potomky, protože by se do tak tenkého stonku samice nevešly. Tento jev byl studován např. na americkém druhu zednice *Osmia hungaria*, kde byly samičky výrazně častěji produkovány v širokých stoncích (Tepedino & Torchio 1989).

7.7 Maternální investice

Šířka hlavy jedince u kyjorožek dobře koreluje s váhou zvířete (Johnoson 1988; Dew et al. 2018). Velikost jedince je velmi zásadním faktorem ovlivňujícím život jedince. Velikost je dána množstvím potravy, kterou byla larva krmena. Proto můžeme od velikosti jedince usuzovat, jak moc matka investovala do svých jednotlivých potomků (Rehan & Richards 2010a). To, zda je jedinec spíše malý, či velký, má např. vliv na jeho úspěšnost při pohlavním výběru. Velikost jedince je také výhodná při kompetici, větší jedinci mohou zničit hnízda menších jedinců a sami si v jejich dutině založit hnízdo, tzv. discarding (Mikát 2014).

U kyjorožky zelenavé jsme nezjistili zásadní rozdíly mezi velikostí potomstva mezi stanovišti. Z toho vyplývá, že jedinci kyjorožky zelenavé na polních stanovištích nebyli výrazně omezeni potravními zdroji.

Jinak tomu bylo u kyjorožky černoreté, kde se na poli vyskytovali mírně větší potomci samčího pohlaví. Důvodem tohoto jevu může být výše diskutovaná skutečnost, že na poli je limitace spermii, kterých matky mohou mít nedostatek. Tyto matky pak mohou klást více samčích potomků. Na poli kvůli nedostatku samců některé samice nebyly vůbec spáreny.

U kyjorožek je známo, že samci potřebují na svůj vývoj méně potravy než samice kvůli své menší velikosti (Rehan & Richards 2010a). Taková samice poté nanosí do hnízda stejné

množství pylu, které by bylo úměrné samičímu potomkovi, ale přitom může naklást pouze neoplozená vajíčka, ze kterých se vyvinou samci. Takto vzniklí samci byli díky tomu v průměru mírně větší než ti z vřesoviště, kteří dostali jen přiměřené množství potravy.

7.8 Preference substrátu pro zahníždění

Kompetice mezi jedinci nemusí být pouze o potravní zdroje, ale i o preferovaný substrát k zahníždění (Potts et al. 2005; Vickruck & Richards 2012). Konkurenceschopnější druhy tak mohou vytlačit jiné druhy k zahníždění v substrátu, který méně vyhovuje jejich preferencím. Například studie Vickruck & Richards 2012, která se zaměřuje na kompetici o substráty ke hníždění mezi dvěma druhy kyjorožek v Kanadě, uvádí, že tyto druhy kompetují nejen mezi sebou, ale i s ostatními rubikolními blanokřídlymi v této oblasti.

Z našich výsledků jasně vyplývá, že mezi rubikolními blanokřídlymi v této oblasti existují preference substrátu. Celkově nejpreferovanějšími substráty byla škumpa a slunečnice topinambur, ostatní dva substráty byly obsazeny hnízdy znatelně méně často. **To dokazuje, že čím širší má substrát stonk, tím je celkově preferovanější k zahníždění.**

Toto zjištění tedy naznačuje, že by na stanovištích s větší populační hustotou měla probíhat kompetice o širší stonky a **šířka duše je hlavním kritériem pro výběr substrátu.** (Flores-Prado et al. 2014; Howell et al. 2017). Rubikolní blanokřídli jsou na rozdíl od např. blanokřídlych hnízdicích v zemi vysoce limitováni šířkou stonku při produkci velkého potomstva. Pokud chce matka u blanokřídlych hnízdicích v zemi produkovat velké potomstvo, jednoduše si vyhrabe širší chodbu. U rubikolních blanokřídlych matka může vyprodukovat pouze natolik velké potomstvo, aby se do stonku vešlo, a protože je velmi výhodné mít potomstvo co největší, je šířka stonku jedním z předurčujících faktorů k následnému zvýhodnění v pohlavním výběru potomků (Roulston & Cane 2000).

Dalším důvodem, proč byla výrazně preferovaná škumpa před ostatními substráty, může být skutečnost, že škumpa má poměrně tlustou zdřevnatělou kůru obklopující měkkou duši, která může být pro parazitoidy kladoucí vajíčka z boku (např. chalcidky) velmi těžká na provrtání. Pouze **1,43 %** z celkového počtu hnízd vykoušaných ve škumpě bylo parazitováno chalcidkami. V porovnání u bělotrnu kulatohlavého, který má vnější část stonku velmi měkkou a snadno proniknutelnou, tato hodnota činila **8,43 %**. Může se jednat o příčinu velmi nízké preference bělotrnu pro zahníždění i přes jeho poměrně ideální šířku.

Zajímavé je zjištění, že kyjorožka zelenavá dělala delší hnízda v celíku kanadském a ve slunečnici topinambur než ve škumpě. Příčinou může být fakt, že škumpa má tvrdší a

hutnější duši, která může být mírně těžší na vykousání. Kyjorožky mohou proto dělat hnízdo s menším počtem prázdných komůrek nebo s menšími komůrkami.

7.8.1 Preference substrátu jednotlivými druhy

Pemphredon lethifer nejvíce hnízdil v substrátech se širokými stonky jako je slunečnice topinambur a škumpa. Tento druh pravděpodobně preferuje tlusté substráty kvůli tvorbě rozvětvených hnízd, které vyžadují více prostoru ve stonku na tvorbu než liniová hnízda kyjorožek (McIntosh 1996). V bělotrnu a celíku byla hnízda stopčičků vzácná a většinou nebyla větvená. Tento fakt také ovlivňuje jejich biotopovou preferenci, jelikož na vřesovišti, kde jsou stopčičci méně častí, je pravděpodobně z tlustých stonků vykompetuje tělesně větší kyjorožka zelenavá. Na rozdíl od kyjorožky černoreté, která se na vřesovišti přesune do tenčích stonků, musí stopčičci vyhledat široké stonky v biotopech s menší konkurencí (pole, mez).

Kyjorožka zelenavá nejčastěji hnízdila také ve škumpě. Preference škumpy kyjorožkou zelenavou je pravděpodobně daná tím, že kyjorožka zelenavá potřebuje díky své velikosti širší stonky pro zahnízdění (obr. 38). Hojná byla i v podobně široké slunečnici topinambur. Tyto dva substráty preferovala na všech stanovištích. Tato preference je asi opět dána tím, že kyjorožka zelenavá potřebuje širší substrát. V bělotrnu již byla mnohem vzácnější. Šířka tohoto substrátu by jí pravděpodobně nevadila, ale může ji od hnízdění odrazovat tenká vnější stěna stonku, která může být pro parazitoidy velmi lehce proniknutelná. V celíku bylo hnízd kyjorožky zelenavé jen několik, je pro ni příliš tenký. Toto rozložení kyjorožky zelenavé mezi substráty bylo na všech stanovištích podobné. Z toho můžeme usuzovat, že kyjorožka zelenavá **skutečně upřednostňuje substráty škumpa a topinambur**, neboť v nich hnízdí i na stanovištích, kde není vysoká kompetice.

Zajímavá je i zjištěná skutečnost, že kyjorožka zelenavá dělá ve svých hnízdech tím více prázdných komůrek, čím je stoněk užší (obr. 39). Nabízí se vysvětlení související s její velikostí. Při tvorbě hnízda v užším stonku může matka narazit na část stonku, kde by se plná komůrka nevešla, a udělá zde proto pouze prázdnou komůrku.

Kyjorožka černoretá nejčastěji hnízdila v celíku kanadském. V topinamburu a škumpě již hnízdila výrazně méně, i když jsou tyto substráty širší. V bělotrnu nehnízdila téměř vůbec. To, v jakém substrátu kyjorožka černoretá hnízdila, se ale velmi lišilo mezi stanovišti. Na vřesovišti a okraji vřesoviště hnízdila výrazně nejvíce v celíku kanadském, kdežto na mezi a na poli v něm nehnízdila téměř vůbec. Na těchto stanovištích hnízdila kyjorožka černoretá

hlavně ve škumpě a topinamburu. Toto zjištění naznačuje, že **kyjorožka černoretá upřednostňuje hnízdění v substrátech se širokými stonky** jako je škumpa a topinambur (obr. 33), jelikož si je pro hnízdění vybírá na stanovištích, kde není vysoká populační hustota ostatních rubikolních druhů a může si substrát vybrat podle libosti. Na stanovištích s větší kompeticí je ale z těchto substrátů **vykompetována konkurenčně silnější kyjorožkou zelenavou** a je následně nucena hnízdit v tenkých substrátech, které jsou pro kyjorožku zelenavou příliš tenké. Kompetiční výhodou pro kyjorožku zelenavou je v tomto případě její vyšší tělesná hmotnost ([Blackenhorn 2000](#); [Chole et al. 2019](#)).

Vyšší četnost v úzkých stoncích jako u kyjorožky černoreté byla zjištěna i u kyjorožky modravé a kyjorožky černé, které jsou obě stejně jako kyjorožka černoretá menší než kyjorožka zelenavá (na vřesovišti hnízdily v celíku, na poli ve škumpě a v topinamburu), ale pro učinění závěru nebylo odebráno dostatek hnízd tohoto druhu.

8 Závěr

Celkově jsme zanalyzovali 693 hnízd 13 druhů rubikolních blanokřídlých. Nejvyšší hustotu hnízd a diverzitu druhů jsem zaznamenala na vřesovišti. Většina druhů byla nejčastější právě na tomto biotopu. Tento biotop preferovali např. kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*), kyjorožka černoretá (*Ceratina nigrolabiata*) nebo zednice třízubá (*Hoplitis tridentata*). Naopak nejnižší hustota zahnízdění a nejnižší biodiverzita byla na polních stanovištích. Tento biotop ale preferovali stopčík (*Pemphredon lethifer*) nebo kyjorožka modravá (*Ceratina cyanea*). Biotopy okraj vřesoviště a mez tvořily přechod mezi těmito dvěma extrémy. Nepodařilo se mi dokázat, že by meze fungovaly jako jakési migrační koridory mezi vřesovišti pro blanokřídlé a hustota hnízd zde byla podobná jako na poli.

Neobjevila jsem rozdíly v počtu zásobovaných komůrek ani délce hnízda mezi biotopy. Na polních stanovištích byla výrazně nižší míra napadení hnízd parazity než na vřesovišti a mortalita potomků zde byla velmi nízká. To je pravděpodobně způsobeno nízkou populační hustotou blanokřídlých a tím zapříčiněným snížením rizika přenosu chorob a napadení parazity.

Hnízda kyjorožek z polních stanovišť měla více potomků samčího pohlaví než hnízda z vřesoviště. To může být zapříčiněno nedostatkem vhodných samců ke spáření a následným kladením vyššího počtu neoplozených vajíček. Nezaznamenala jsem ani signifikantní rozdíl mezi velikostí potomků na poli a vřesovišti, jedinci na poli tedy netrpěli nedostatkem potravy. U obourodíčovské kyjorožky černoreté (*Ceratina nigrolabiata*) jsem zaznamenala rozdíl v hlídání hnízda mezi biotopy. Na poli byla většina hnízd tohoto druhu hlídána pouze matkou, na vřesovišti naopak obourodíčovsky. Tento jev je u kyjorožky černoreté velmi neobvyklý a může naznačovat, že je tento druh pouze fakultativně obourodíčovský, nikoli striktně, jak bylo považováno doteď.

Na biotopu vřesoviště jsem objevila důkazy naznačující probíhající kompetici o hnízdní příležitosti mezi druhy na tomto stanovišti. Všechny druhy kyjorožek nejspíše usilují o zahnízdění v co nejtlustším stonku. Kyjorožka zelenavá (*Ceratina chalybea*) dokáže díky své tělesné velikosti vykompetovat ze širokých stonků menší kyjorožku černoretou (*Ceratina nigrolabiata*), která je pak nucena hnízdit ve stoncích užších.

Tato práce napomáhá porozumět vlivu intenzivní zemědělské krajiny na diverzitu a chování blanokřídlého hmyzu. Výsledky této práce mohou být nápomocné při hledání udržitelného způsobu hospodaření v krajině, jenž bere ohled na tyto skupiny hmyzu. Na rozdíl od jiných

prací, které se zaměřují pouze na celkovou biodiverzitu, či četnosti jedinců v jednotlivých biotopech, tato práce popisuje i vliv agrární krajiny na chování těchto druhů.

9 Seznam použité literatury

- ARNEBERG, P., Skorpung, A., Grenfell, B., Read, A. F. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1988, 265(1403), 1283–1289.
- ARNEBERG, P. Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography: a journal of space and time in ecology.* 2002, 25(1), 88-94.
- BLACKENHORN, W. U. The Evolution of Body Size: What Keeps Organisms Small? *The Quarterly Review of Biology.* 2000, 75(4), 385-407.
- BOGUSCH, P. Larvae and Nests of Six Aculeate Hymenoptera (Hymenoptera: Aculeata) Nesting in Reed Galls Induced by *Lipara* spp. (Diptera: Chloropidae) with a Review of Species Recorded. *Plos one.* 2015, 8-13.
- BOGUSH, P., Bělástová, L. & Heneberg, P. Limited overlap of the community of bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata) nesting in reed galls with those nesting in other cavities. *J. Insect. Conserv.* 2017, 21, 861–871.
- BOGUSCH, P. Description of mature larvae and ecological notes on *Gasteruption* Latreille (Hymenoptera, Evanioidea, Gasteruptionidae) parasitizing hymenopterans nesting in reed galls. *Journal of hymenoptera research.* 2018, 21(1), 17-18.
- BOGUSCH, P. The genus *Gasteruption* Latreille, 1796 (Hymenoptera: Gasteruptionidae) in the Czech Republic and Slovakia: distribution, checklist, ecology, and conservation status. *Zootaxa.* 2021, 4935(1), 1–63.
- BOHART, R. M. & Menke; A. S. *Sphecid Wasps of the World. A generic revision.* Los Angeles: University of California press, 1976. ISBN 0520023188.
- BOSCH, J. & Vicens, N. Body size as an estimator of production costs in a solitary bee. *Ecological Entomology.* 2002, 27, 129–137.
- BUREŠ, V. Hnízdní preference členovců v PP Na Plachtě. Čeperka, 2016. Středoškolská odborná činnost. Biskupské gymnázium Bohuslava Balbína a Základní škola a mateřská škola Jana Pavla II., Orlické nábřeží 356/1, Hradec Králové. Vedoucí práce Michael Mikát.
- CENTRELLA, M., Russo, L., Moreno Ramírez, N., et al. Diet diversity and pesticide risk mediate the negative effects of land use change on solitary bee offspring production. *J Appl Ecol.* 2020; 57; 1031–1042.
- CONNELLY, H., Poveda, K., Loeb, G. Landscape simplification decreases wild bee pollination services to strawberry. *Agriculture, Ecosystems & Environment.* 2015, 211, 51–56.
- CRESSWELL J. E., Osborne, J. L. & Goulson, D. An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecological Entomology.* 2000, 25, 249-255.

CROSS, E. A. Bionomics of the Organ-Pipe Mud-Dauber, *Trypoxylon politum* (Hymenoptera: Sphecoidea). *Annals of the Entomological Society of America*. 1975, 68(5), 901-916.

ČAMPRAK, D., Kosovac, V., Sekulić, R., Stamenković, S. i Milin, Đ. Prilog poznavanju pojave i rasprostranjenosti lisnih vaši (Aphididae, homoptera) na Poljima pod Duncokretom u Vojvodini. *Agronomski glasnik*, 1975, 37 (5-6), 351-364.

DALY, H. V. Biological studies on *Cerarina dallatorreana*, an alien bee in California which reproduces by parthenogenesis (Hymenoptera: Apoidea). *Annals of the Entomological Society of America*. 1966, 59, 1138-1154.

DALY, H. V. *Bees of the Genus Ceratina in America North of Mexico*. Univ. of California Press, Berkeley, California, 1973.

DALY, H. V. Taxonomy and ecology of Ceratinini of North Africa and the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Apoidea). *Systematic entomology*. 1983, 8(1), 29-62.

DAVIES; K.F., Margules CR and Lawrence JF. Which traits of species predict population declines in experimental forest fragments? *Ecology*. 200, 81, 1450-1461.

DEW, R. M., Rehan, S. M., Schwarz, M. P. Biogeography and demography of an Australian native bee *Ceratina australensis* (Hymenoptera, Apidae) since the last glacial maximum. *Journal of Hymenoptera research*. 2016, 49, 25–41.

DEW, R.M., Shell, W.A. & Rehan, S.M., Changes in maternal investment with climate moderate social behaviour in a facultatively social bee. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2018, 72(69).

Discover life [online]. <https://www.discoverlife.org/>

DUELLI, P., Obrist K. M. & Flückiger, P. F. FOREST EDGES ARE BIODIVERSITY HOTSPOTS – ALSO FOR NEUROPTERA. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2002, 48(2), 75–87.

FALCÓN-BRINDIS, A., Jimenéz Jimenéz, M. & Rodríguez-Estrella, R. Islands in the desert for cavity-nesting bees and wasps: Ecology, patterns of diversity, and conservation at oases of Baja California Peninsula. *Ecology and evolution*. 2020, 10(1), 527-542.

FLEGR, J. *Evoluční biologie*. Praha: Academia, 2005. ISBN 8020012702.

FLORES-PRADO, L., Pinto, C. F., Rojas, A. & Fontrúbel F. E. Strong selection on mandible and nest features in a carpenter bee that nests in two sympatric host plants. *Ecology and Evolution*. 2014, 4(10), 1820-1827.

GATHMANN, A. & Tschrantke, T. Blackwell Science, Ltd Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*. 2002, 71(5), 757–764.

GERBER, H. S. & Klostermayer, E. C. Sex Control by Bees: A Voluntary Act of Egg Fertilization during Oviposition. *Science*. 1970, 167(3914), 82-84.

- HELMS, K.R. Sexual size dimorphism and sex ratios in bees and wasps. *American Naturalist*, 1994, 143, 418–434.
- HERRERA, C. M. Bumble Bees Feeding on Non-Plant Food Sources. *Bee world*. 1990, 71(2), 67-69.
- HISSMANN, K. Strategies of mate finding in the European field cricket (*Gryllus campestris*) at different population densities: a field study. *Ecological entomology*. 1990, 15(3), 281-291.
- HOWELL V. D., Stage, G. I., Brown, T., Natural Enemies of Bees of the Genus *Ceratina* (Hymenoptera: Apoidea), *Annals of the Entomological Society of America*, 1967, 60(6), 1273-1282
- HOWELL, A. D., Alarcón R. & Minckley, R. L. Effects of Habitat Fragmentation on the Nesting Dynamics of Desert Bees. *Annals of the Entomological Society of America*. 2017, 110(2), 233–243.
- CHOLE, H., Woodard, S. W. & Bloch, G. Body size variation in bees: regulation, mechanisms, and relationship to social organization. *Current Opinion in Insect Science*. 2019, 35, 77-87.
- CHVOJKA, T. *Zemědělství a životní prostředí*. 2018.
- JOHNSON, M. D. The relationship of provision weight to adult weight and sex ratio in the solitary bee, *Ceratina calcarata*. *Ecological entomology*. 1988, 13(2), 165-170.
- JOHNSON, M. Female size and fecundity in the small carpenter bee, *Ceratina calcarata* (Robertson) (Hymenoptera, Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 1990, 63, 414–419.
- JOHNSTONE, R. A., M. A. CANT a J. FIELD. Sex-biased dispersal, haplodiploidy and the evolution of helping in social insects. *Proceeding of the royal society*. 2011, 279(1729).
- KADI, N., Khelfaoui, M. Population density, a factor in the spread of COVID-19 in Algeria: statistic study. *Bull Natl Res Cent*. 2020, 44(138).
- KAPLAN, Z. *Klíč ke květeně České republiky*. 2. Praha: Academia, 2019. ISBN 978-80-200-2660-6.
- KIDOKORO, M., Azuma, N., Higashi, S. Pre-hibernation mating by a solitary bee, *Ceratina flavipes* (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae). *Journal of Natural History*. 2006, 40(35), 2101-2110.
- KLEIN, A. M., Steffan Dewenter I. & al. Effects of Land-Use Intensity in Tropical Agroforestry Systems on Coffee Flower-Visiting and Trap-Nesting Bees and Wasps. *Conservation biology*. 2002, 16(4), 1003-1014.
- KLEIN, A., Vaissière, B., Cane, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S., Kremen, C., Tscharntke, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proc. Biol. Sci*. 2017, 274, 303–313.

- KONVIČKA, M., Beneš, J., Čížek, L., Ohrožený hmyz nelesních stanovišť: ochrana a management. Sagittar. Olomouc. 2005.
- KUHN-NETO, B., Filipe A. L. Contera & al. Long distance foraging and recruitment by a stingless bee, *Melipona mandacaia*. *Apidologie*. 2009, 40, 472–480.
- LAWSON, S. P., Hemreich, S. L., Rehan, S. M. Effects of nutritional deprivation on development and behavior in the subsocial bee *Ceratina calcarata* (Hymenoptera: Xylocopinae). *Journal of Experimental Biology*. 2017, 220, 4456-4462.
- LEWIS, V., Richards, M.H. Experimentally induced alloparental care in a solitary carpenter bee. *Anim Behav*. 2017, 123, 229–238
- LUX, A., Baláž, M., Kummerová, M., Soukup, A., Votrubová, O., Abe, J., Morita, S., Rost, T. *Obrazový průvodce anatomií rostlin*. Praha: Academia, 2017. ISBN 978-80-200-2620-0.
- MACEK, J., Straka, J., Bogusch, P., Dvořák, L., Bezděčka, P., Tyrner, P. *Blanokřídli České republiky I*. Praha: Academia, 2017. ISBN 978-80-200-1772-7.
- MATTESON, P. C. Insect Pest Management in Tropical Asian Irrigated Rice. *Annual Review of Entomology*. 2000, 45(1), 549-574.
- MCINTOSH, M. Nest-Substrate Preferences of the Twig-Nesters *Ceratina acantha*, *Ceratina nanula* (Apidae) and *Pemphredon lethifer* (Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 1996, 69(4), 216-231.
- MICHENER, C. D. From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? *Experimental Behavioural Ecology and Sociobiology* (ed. B. Holldobler and M. Lindauer). *Fortschritte der Zoologie*, 1985, 31, 293-305.
- MICHENER, C. D. Castes in xylocopine bees. In: *Social Insects: An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction* (Engels, W., ed.). Springer Verlag, New York, pp., 1995, 123-146.
- MICHENER, C.D. *The bees of the world*, 2nd ed. The Johns Hopkins University Press. 972pp, 2005.
- MIKÁT, M. *Socialní monogamie a rodičovská péče u včel rodu Ceratina*. Praha, 2014. Diplomová práce. Univezita Karlova, Přírodovědecká fakulta. Vedoucí práce: Mgr. Jakub Straka Ph.D.
- MIKÁT, M., Franchino, C., Rehan, S. M. Sociodemographic variation in foraging behavior and the adaptive significance of worker production in the facultatively social small carpenter bee, *Ceratina calcarata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2017, 71(135).
- MIKÁT, M., Straka, J. & Černá, K. Major benefits of guarding behavior in subsocial bees: implications for social evolution. *Ecology and evolution*. 2016, 19(6), 6784-6797.
- MIKÁT, M. Jánošík, L., Černá, K., Matoušková, E., Hadrava, J., Bureš, V. & Straka, J. Polyandrous bee provides extended offspring care biparentally as an alternative to monandry based eusociality. *PNAS*. 2019a, 116(13), 6238-6243.

- MIKÁT, M., Benda, D. & Straka, J. Maternal investment in a bee species with facultative nest guarding and males heavier than females. *Ecological entomology*. 2019b, 44(6), 823-832.
- MIKÁT, M., Waldhauserová, J., Fraňková, T., Čermáková, K., Brož, V., Zeman, Š., Dokulilová, M. & Straka J. Only mothers feed mature offspring in European *Ceratina* bees. *Insect science*. 2020a, 27.
- MIKÁT, M., Benda, D., Korittová, C., Mrozková, J., Reiterová, D., Waldhauserová, J., Brož, V. & Straka, J. Natural history and maternal investment of *Ceratina cucurbitina*, the most common European small carpenter bee, in different European regions, *Journal of Apicultural research*, 2020b.
- MIKÁT, M., Straka, J. & Benda, D. Unrelated males in colonies of facultatively social bee. Praha, 2020c. (Preprint)
- MIKÁT, M. & Straka, J. Overwintering strategy and longevity of European small carpenter bees (*Ceratina*). *J. Ethol.*, 2021a.
- MIKÁT, M., Matoušková, E. & Straka, J. Nesting of *Ceratina nigrolabiata*, a biparental bee. *Scientific Reports* 2021b, 11(5026)
- MILLS, J. N., Ksiazek, T. G., Peters, C. J., Childs, E. J. "Long-term studies of hantavirus reservoir populations in the southwestern United States: a synthesis." *Emerging infectious diseases*. 1999, 5(1), 135-142.
- MINCKLEY, R. L., Wcislo, W. T., Yanega, D. & Buchmann, S. L. Behavior and Phenology of a Specialist Bee (*Dieunomia*) and Sunflower (*Helianthus*) Pollen Availability. *Ecological Society of America*. 1994, 75(5), 1406-1419.
- MINCKLEY, R. L. & Danforth, B. N. Sources and frequency of brood loss in solitary bees. *Apidologie*. 2019, 50, 515–525.
- MOLUMBY, A. Why make daughters larger? Maternal sex-allocation and sex-dependent selection for body size in a mass-provisioning wasp, *Trypoxylon politum*. *Behavioral Ecology*, 1997, 8, 279–287
- MÜLLER, A., Obrist, M. K. Simultaneous percussion by the larvae of a stem-nesting solitary bee - a collaborative defence strategy against parasitoid wasps? *Journal of Hymenoptera Research*. 2021, 81, 143-164.
- NAEEM, S. Biodiversity and ecosystem functioning: Maintaining natural life support process. *Issues in Ecology*. 1999, 4(4), 1-12.
- NOOTEN, S. S. & Rehan, S. M. Agricultural land use yields reduced foraging efficiency and unviable offspring in the wild bee *Ceratina calcarata*. *Ecological entomology*. 2019, 44(4), 534–542.
- OLLERTON, J., Erenler, H., Edwards, M., Crockett, R. Extinctions of aculeate pollinators in Britain and the role of large-scale agricultural changes. *Science*. 2014, 346(6215), 1360-1362.

- PARSLOW, B. A., Schwarz, M. P., Stevens, M. I. Review of the biology and host associations of the wasp genus *Gasteruption* (Evaniioidea: Gasteruptionidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2020, 189(4), 1105–1122.
- POTTS, S. G., Vulliamy, B., Roberts, S., O’Toole, C., Dafni, A., Ne’eman, G. & Willmer, P. Role of nesting resources in organising diverse bee communities in a Mediterranean landscape. *Ecological Entomology*, 2005, 30, 78-85.
- REHAN, S.M., Richards, M. H. & Schwarz, M. P. Evidence of Social Nesting in the *Ceratina* of Borneo (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 2009, 82(2), 194-209.
- REHAN, S.M. & Richards, M.H. Nesting biology and subsociality in *Ceratina calcarata* (Hymenoptera: Apidae). *Can. Entomol.* 2010a, 142, 65–74.
- REHAN, S.M., Richards, M.H. & Schwarz, M.P. Social polymorphism in the Australian small carpenter bee, *Ceratina* (*Neoceratina*) *australensis*. *Insect. Soc.* 2010b, 57, 403–412.
- REHAN, Sandra M. & Richards, M. H. The Influence of Maternal Quality on Brood Sex Allocation in the Small Carpenter Bee, *Ceratina calcarata*. *Ethology*. 2010c, 116(9), 876-887.
- REHAN, S.M., Leys, R., Schwarz, M.P. A Mid-Cretaceous Origin of Sociality in Xylocopine Bees with Only Two Origins of True Worker Castes Indicates Severe Barriers to Eusociality. *PLOS ONE*, 2012, 7.
- REHAN, S. M., Glastad, K. M., Lawson, S. P., Hunt, B. G. The Genome and Methylome of a Subsocial Small Carpenter Bee, *Ceratina calcarata*. *Genome Biology and Evolution*. 2016, 8(5), 1401–1410.
- RICHARDS, M. H., Vickruck, J. L., Rehan, S. M. & Sheffield, C. S. Nesting Biology and DNA Barcode Analysis of *Ceratina dupla* and *C. mikmaqi*, and Comparisons with *C. calcarata* (Hymenoptera: Apidae: Xylocopinae). *The Canadian Entomologist*. 2011, 143(3), 254-262.
- ROSENBERG, N. A. & Jakobsson, N. The Relationship Between Homozygosity and the Frequency of the Most Frequent Allele. *Genetics*. 2008, 179(4), 2027–2036.
- ROSENHEIM, J. A., Nonacs, P. & Mangel, M. Sex Ratios and Multifaceted Parental Investment. *The American Naturalist*. 1996, 148(3), 501-535.
- ROULSTON, T. H. & Cane, J. H. The Effect of Diet Breadth and Nesting Ecology on Body Size Variation in Bees (Apiformes). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 2000, 73(3), 129-142.
- RUST, R. W. Nesting biology of *Hoplitis biscutellae* (Cockerell) (Hymenoptera: Megachilidae). Dept. biology, Nevada, California, USA. 1980.
- SAKAGAMI, S. F. & Maeta, Y. Some presumably presocial habits of Japanese *Ceratina* bees, with notes on various social types in Hymenoptera. *Insect. Soc.* 1970, 24, 319-343.

- SCHERER, M. & Tschantke, T. Habitat selection and dispersal of the ant lion *Euroleon nostras* (Fourcr.) (Planipennia, Myrmeleonidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*. 1995, 10, 313–317.
- SLOBODCHIKOFF, C. N. & Daly, H. V. Systematic and Evolutionary Implications of Parthenogenesis in the Hymenoptera. *American Zoologist*. 1971, 11(2), 273–282.
- SMIT, J. De driedoornige metselbij (*Hoplitis tridentata*) maakt een sprong naar het noorden. *Nieuwsbrief Sectie Hymenoptera*. 2009, 49-51.
- STARK, R. Sex ratio and maternal investment in the multivoltine large carpenter bee *Xylocopa sulcatipes* (Apoidea: Anthophoridae). *Ecological Entomology*. 1992, 17(2), 160-166.
- STEFFAN-DEWENTER, I., Müzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tschantke, T. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecological Society of America*. 2002, 83(5), 1421-1432.
- STEFFAN-DEWENTER, I., Klein, A. M., Gaebeler, V., Alfert, T. & Tschantke, T. „Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes”. *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*, 2006, 387–410.
- STRAKA, J., Bogusch, P., Přidal, A. Apoidea: Apiformes (včely). Annotated Checklist Aculeata Hymenoptera Czech Republic and Slovakia Komentovaný Seznam Žahadlových Blanokřídlych Hymenoptera Aculeata České Republiky a Slovenska. *Acta Entomol. Musei Natl. Pragae Suppl.* 2007, 11, 1–300.
- TAYLOR, P. D., Fahrig, L., Henein, K. & Merriham, G. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*. 1993, 68(3), 571-573.
- TEPEDINO, V. J., Torchio, P. F. Influence of Nest Hole Selection on Sex Ratio and Progeny Size in *Osmia lignaria propinqua* (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America*. 1989, 82(3), 355–360.
- TERZO, M. Annotated list of the species of the genus *Ceratina* (Latreille) occurring in the Near East, with descriptions of new species (Hymenoptera: Apoidea: Xylocopinae). *Linz. Biol. Beitr.* 1998, 30, 719–743.
- TERZO, M. & Rasmont, P. Biogéographie et systématique des abeilles rubicoles du genre *Ceratina* Latreille au Turkestan (Hymenoptera, Apoidea, Xylocopinae), *Annales de La Société Entomologique de France*. Taylor & Francis, pp. 2004, 109–130.
- TERZO M. & Rasmont P. Atlas of the European Bees: genus *Ceratina*. STEP Project, Atlas Hymenoptera, Mons, Gembloux. 2011.
- THORNHILL, N. W. *The Natural History of Inbreeding and Outbreeding*. London: The University of Chicago Press, 1993. ISBN 0-226-79854-2.

- TIERNEY, S. M., Cronin, A. L., Loussert, N., Schwarz, M. P. The biology of *Brevineura froggatti* and phylogenetic conservatism in Australian allodapine bees (Apidae, Allodapini). *Insectes Sociaux*. 2000, 47, 96–97.
- TORCHIO, P. F. The Nesting Biology of *Hylaeus bisinuatus* Forster and Development of Its Immature Forms (Hymenoptera: Colletidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*. 1984, 57(2), 278-279.
- TRIVERS, R. & Hare, H. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 1976, 191, 249—263.
- TSCHRANTKE, T., Steffan-Dewenter, I., Kruess, A. et al. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research*. 2002, 17, 229–239.
- TSUNEKI, K. Ethological studies on the Japanese species of *Pemphredon* (Hymenoptera, Sphecidae), with notes on their parasites, *Ellampus* spp. (Hym., Chrysididae) (With 5 Text-figures). *Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers: HUSCAP*. 1952, 1952(12), 57-75.
- TURO, K. J., Spring M. R., Sivakoff, F. S., Delgado de la flor, Y. A., Gardiner, M. M. Conservation in post-industrial cities: How does vacant land management and landscape configuration influence urban bees? *Journal of applied ecology*. 2021, 58(1), 58-69.
- VICKRUCK, J. The nesting biology of *Ceratina* (Hymenoptera: Apidae) in the Niagara region: new species, nest site selection and parasitism. MSc Thesis, Brock Univ., St. Catharines, Ontario, Canada, 2010.
- VICKRUCK, J. L. & Richards, M. H. Niche partitioning based on nest site selection in the small carpenter bees *Ceratina mikmaqi* and *C. calcarata*. *Animal Behaviour*. 2012, 83(4), 1083-1089.
- WATSON, D. A conceptual framework for studying species composition in fragments, islands and other patchy ecosystems. *Journal of biogeography*. 2002, 29(5-6), 823-834.
- WESTPHAL, C., Steffan-Dewenter, I. & Tschrantke, T. Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. *Ecological entomology*. 2006, 31(4), 389-394.
- WILLIAMS, N.M., Crone, E.E., Roulston, T.H., Minckley, R.L., Packer, L., Potts, S.G. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. *Biol. Conserv.* 2010, 143, 2280–2291.
- WILSON, R. S., Leondhart, S. S., Burwell, C. J., Fuller, C. & al. Landscape Simplification Modifies Trap-Nesting Bee and Wasp Communities in the Subtropics. *Insects*. 2020, 11(12), 853.
- WINTERHAGEN, P. Strategy for sneaking into a host's home: The cuckoo wasp *Omalus biaccinctus* (Hymenoptera: Chrysididae) inserts its eggs into living aphids that are the prey of its host. *European journal of entomology*. 2015, 112(3), 557-559.

ZURBUCHEN, A., Landert, L., Kleiber, J. & al. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological conservation*. 2010, 143(3), 669-676.