

Univerzita Karlova

Pedagogická fakulta

Katedra biologie a environmentálních studií

## BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Bionomie, metody chovu a význam čmeláků (Apidae: *Bombus* sp.)

Bionomics, Rearing Methods and Importance of Bumblebees

(Apidae: *Bombus* sp.)

Eva Štanhanzlová

Vedoucí práce: Mgr. Dagmar Říhová, Ph.D.

Studijní program: Biologie, geologie a environmentalistika se zaměřením na  
vzdělávání

Studijní obor: B BI-CH 20

Odevzdáním této bakalářské práce na téma Bionomie, metody chovu a význam čmeláků (Apidae: *Bombus* sp.) potvrzuji, že jsem ji vypracovala pod vedením vedoucího práce samostatně za použití v práci uvedených pramenů a literatury. Dále potvrzuji, že tato práce nebyla využita k získání jiného nebo stejného titulu.

V Praze dne 15. 4. 2024

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucí práce Mgr. Dagmar Říhové, PhD. za ochotu, trpělivost, cenné rady a veškerý čas, který mi věnovala, a také za to, že mi pomohla s výběrem tohoto tématu. Dále děkuji svým rodičům za podporu nejen v průběhu celého studia.

## ABSTRAKT

Tato rešeršní bakalářská práce se zabývá bionomií čmeláků (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* sp.), metodami jejich chovu a jejich významem jakožto opylovačů pro krajinu i člověka.

Čmeláci jsou spolu s některými dalšími zástupci blanokřídých klasifikováni jako eusociální hmyz. Žijí v jednoletých koloniích se specifickou sociální strukturou, kde je každý člen společenstva příslušníkem jedné ze tří kast, která určuje jeho postavení a roli v rámci kolonie. Hlavním údělem **čmeláčích matek** je založení hnízda a plození potomků, o které následně pečují **dělnice**, poslání **samců** je pak předání své genetické informace mladým matkám z jiných hnízd. Čmeláci jsou schopni vzájemné behaviorální a feromonální komunikace, ať už za účelem předávání informací o zdrojích potravy, nebo hledání partnera.

Typicky se vyskytují v mírném pásmu severní polokoule, zejména hojně jsou v Asii a Evropě, kde zastávají roli významných opylovačů mnoha divoce rostoucích i kulturních rostlin. V posledních desítkách let se však početnost čmeláčích populací znepokojivě snižuje především z důvodu monokulturního zemědělství způsobujícího nedostatek vhodné potravy. Podpořit výskyt původních druhů čmeláků lze rozmanitějším obhospodařováním krajiny a také jejich chovem primárně v přirozených venkovních podmínkách. Naproti tomu v laboratoři odchovaní čmeláci jsou většinou komerčně využíváni jako opylovači plodin pěstovaných ve sklenících, zejména pak rajčat.

## KLÍČOVÁ SLOVA

blanokřídli, sociální hmyz, eusocialita, hmyzí opylovači

## **ABSTRACT**

This review bachelor's thesis deals with the bionomics of bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* sp.), their rearing methods and their importance as pollinators for the landscape and humans.

Bumblebees are considered as eusocial insects, along with some other representatives of hymenopterans. They live in annual colonies with a specific social structure where each member of the society belongs to one of the three castes that determine their position and role within the colony. The main task of **bumblebee queens** is to establish a nest and to produce offsprings which are cared for by **workers**, while the role of **males** is to pass on their genetic information to young queens from other nests. Bumblebees are capable of mutual behavioural and pheromonal communication whether for the purpose of transmitting information about food sources or finding a mate.

They are typically found in the temperate zone of the northern hemisphere, especially in Asia and Europe, where they hold the post of important pollinators of many wild and cultivated plants. However, over the past decades the bumblebee populations have been declining concerningly, mainly due to monocultural agriculture causing a lack of suitable food sources. The occurrence of native species of bumblebees can be supported by more diverse landscape management as well as by their rearing primarily in natural field conditions. In contrast, bumblebees reared in laboratory are mostly used commercially as pollinators of crops cultivated in greenhouses, especially tomatoes.

## **KEYWORDS**

Hymenoptera, social insects, eusociality, insect pollinators

## Obsah

|   |    |
|---|----|
| Úvod .....  | 6  |
| 1 Taxonomie a morfologie čmeláků .....                  | 8  |
| 1.1 Taxonomie .....                                     | 8  |
| 1.2 Morfologie .....                                    | 8  |
| 2 Bionomie čmeláků .....                                | 12 |
| 2.1 Životní cyklus .....                                | 12 |
| 2.1.1 Solitérní život matky a založení hnízda .....     | 12 |
| 2.1.2 Eusociální život společenstva .....               | 14 |
| 2.2 Struktura společenstva a sociální chování .....     | 17 |
| 2.2.1 Určení kasty a dělba práce .....                  | 17 |
| 2.2.2 Řízení reprodukce a vztah matky s dělnicemi ..... | 20 |
| 2.2.3 Behaviorální a feromonální komunikace .....       | 21 |
| 2.3 Vztah k rostlinám a strategie opylování .....       | 23 |
| 2.4 Výskyt a naše nejhojnější druhy .....               | 27 |
| 3 Metody chovu čmeláků .....                            | 31 |
| 3.1 Chov v laboratoři .....                             | 31 |
| 3.2 Chov v terénu .....                                 | 34 |
| 3.3 Kombinovaná metoda .....                            | 37 |
| 4 Význam čmeláků jako opylovačů a jejich využití .....  | 38 |
| 4.1 Příčiny a důsledky úbytku čmeláků v krajině .....   | 40 |
| Závěr .....   | 43 |
| Seznam použitých informačních zdrojů .....              | 44 |

## Úvod

Řada živočichů kolem nás žije mnohem pestřejší životy, než se nám může na první pohled zdát. Především pro společenský nebo též eusociální hmyz to platí dvojnásob. Za společenský hmyz označujeme takové druhy, které splňují podmínky eusociality: všichni příslušníci společenstva jsou potomci jediné matky, všichni dospělí jedinci, či aspoň většina z nich, se podílejí na péči o potomstvo a minimálně po část životního cyklu společenstva žije v hnízdě pospolu generace rodičů a jejich potomků. Všichni členové takové hmyzí „rodiny“ mají své specifické role, organizovaně pracují ve prospěch celku, chrání jej a starají se o jeho přežití. Těmto kritériím vyhovují mravenci (Formicidae), vosíci, pravé vosy a sršni spadající do čeledi sršňovitých (Vespiidae) a některé druhy včel (Apidae) zahrnující mimo jiné nám nejznámější včelu medonosnou (*A. mellifera*) a čmeláky (Bombini) (Žďárek, 2013).

Čmeláci patří zejména na severní polokouli mezi jedny z nejdůležitějších opylovačů mnoha hospodářských i divoce rostoucích rostlin a jejich přínos pro ekosystémy i samotného člověka je nedozírný (Krieg a kol., 2009). Díky své odolnosti vůči nepříznivému počasí, dlouhým jazýčkům a zcela jedinečné technice získávání pylu tzv. sonikací čmeláci, coby opylovači kulturních plodin, nezřídka předčí i tolik oceňovanou včelu medonosnou. Především pěstitele jetele, vojtěšky, fazolí, rajčat a mnoha dalších, pro včely těžko opylovatelných rostlin by se bez pomoci huňatých čmeláků neobešli (Žďárek, 2013). V posledních desetiletích však dochází k výraznému celoevropskému úbytku mnoha čmeláčích druhů, jenž je přičítán hlavně monokulturnímu zemědělství a z toho vyplývajícím nedostatku potravy pro opylovače (Kosior a kol., 2007; Kriega kol., 2009; Ghisbain a kol., 2023). Kromě pro čmeláky přívětivějšího obhospodařování krajiny je možné jejich populace podpořit také kontrolovaným chovem, ať se jedná o chovy v laboratorních, či venkovních podmínkách. Čmeláci odchovaní v laboratořích za komerčním účelem navíc nacházejí uplatnění jako výhradní opylovači ve sklenících specializovaných na pěstování rajčat (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013).

Tato bakalářská práce si klade následující cíle:

- Seznámit čtenáře s bionomií čmeláků, tj. s jejich způsobem života, strukturou společenstev a sociálním chováním, preferencemi z hlediska potravy

a strategiemi opylování, celosvětovým i tuzemským výskytem a ekologickými nároky s důrazem na naše nejhojnější druhy.

- Popsat základní principy, zásady a možná úskalí tří různých metod chovu čmeláků – laboratorního a venkovního chovu a metody, která kombinuje obě předchozí (tzv. kombinovaná).
- Přiblížit čtenáři význam čmeláků jakožto opylovačů pro krajinu i člověka, jejich komerční využití zejména v rajčatových sklenících a příčiny a důsledky úbytku čmeláků v krajině s přesahem do možných opatření, jak tento trend zvrátit.

Zastřešujícím cílem práce je vytvořit souhrnný a přístupný přehled výše zmíněných témat, který případně podnítl ve čtenáři zájem k dalšímu bádání o vybrané problematice.



# 1 Taxonomie a morfologie čmeláků

Systematické zařazení čmeláků si jen za posledních pár desítek let prošlo nemalými změnami (viz May, 1959; Macek a kol., 2017) a stále není zcela jednotné. První část této kapitoly shrnuje v současnosti přijímané postoje k problematice taxonomie, druhá část se pak zaměřuje na základní charakteristiku čmeláků z hlediska morfologie, která je úzce provázána s jejich způsobem života a biologickým významem jakožto opylovačů.

## 1.1 Taxonomie

Čmeláci společně se včelami, vosami a mravenci patří do řádu blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera), podřádu štíhlopasí (Apocrita), se včelami poté tvoří nadčeď včely (Apoidea) a čeď včelovití (Apidae). Podle moderních systematických metod, především dle fylogenetické analýzy DNA, jsou čmeláci dále řazeni spolu s pačmeláky do samostatné podčeďi Bombinae a tribu Bombini. Existuje však více postojů k jejich taxonomickému zařazení. Například se stále můžeme setkat s dřívějším zařazováním čmeláků a pačmeláků do samostatné čeďi Bombidae, jež zahrnovala rody čmelák (*Bombus*) a pačmelák (*Psythirus*) (Kriega kol., 2009; Maceka kol., 2017). V případě sociálně parazitických pačmeláků bylo na základě podrobných fylogenetických analýz zjištěno, že náleží k vývojové linii čmeláků, a tedy k rodu *Bombus*, pouze se přizpůsobili parazitickému způsobu života (Maceka kol., 2017). Rodové jméno *Bombus* bývá dnes v některých případech diferencováno podle biologie společenství a konkrétních morfologických znaků na vlastní rody, např. *Bombus*, *Pyrobombus*, *Megabombus* a *Psythirus* (Kriega kol., 2009).

## 1.2 Morfologie

Čmeláci jsou všeobecně považováni za středně velký až velký zavalitý hmyz (Macek a kol., 2017), avšak jejich průměrná velikost se liší nejen v závislosti na druhu, ale i podle kast. U všech druhů jsou vždy největší plodné samičky-matky, zatímco sterilní samičky-dělnice a samečci jsou menší (May, 1959). Největším z evropských čmeláků je čmelák obrovský (*B. fragrans*) obývajícím jižní a východní Evropu, přední a střední Asii, na východ až po Mongolsko. V České republice nebyl spatřen již přes 50 let (Maceka kol., 2017). Jeho samice dosahují velikosti až 48 mm, naproti tomu u nejmenších druhů jako je např. čmelák

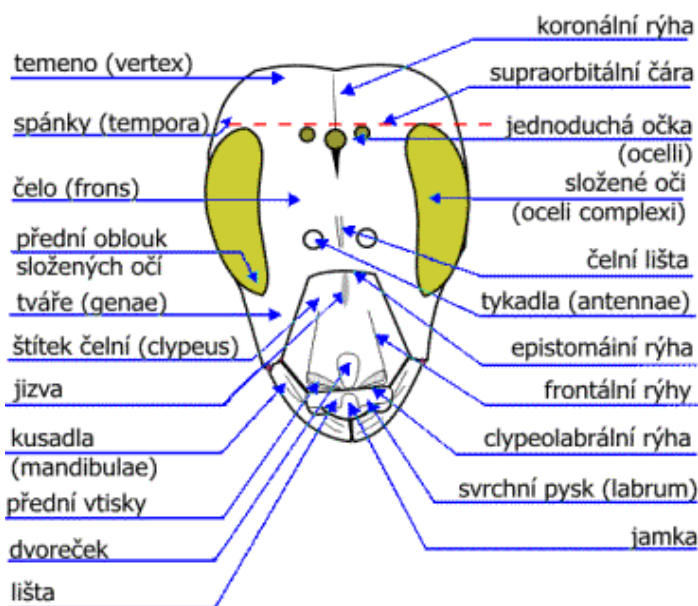
luční (*B. pratorum*), drobný (*B. jonellus*) a lesní (*B. sylvarum*) nebývají matky větší než 18 mm (May, 1959; Maceka kol., 2017).

Povrch těla je stejně jako u ostatních včelovitých tvořen velmi tvrdou chitinovou kutikulou, jejíž zbarvení je u čmeláků vždy černé, pouze na nohách bývá slabě nahnědlé. Vyrůstají z ní chlupy různé délky, barvy a funkce, které pokrývají téměř všechny části těla. Zejména pak na hřbetní straně hrudi a zadečku tvoří hustý „kožich“ chránící před mokrem a chladem (May, 1959; Pavelka & Smetana, 2003). Shluky chlupů na nohách mohou sloužit k čištění těla a samičkám ke sbírání pylu, senzorické chlupy zase pomáhají zachycovat vnější podněty a přenášet je do nervového centra. Délka ochlupení je významným rozlišovacím znakem, přičemž rozeznáváme ochlupení dlouhé a nestejněměrné (huňaté), středně dlouhé a stejnoměrné, výjimečně pak i velmi krátké (plyšové). Určování některých druhů je však hlavně u starších jedinců komplikováno snadným odíráním chlupů, které již znovu nedorůstají, a vznikají tak lysá místa (May, 1959). Zcela spolehlivé není ani rozlišování čmeláků podle barvy ochlupení, přestože má každý druh své typické zbarvení, neboť často jsou různé druhy zbarveny totožně, a naopak se barva ochlupení může lišit i v rámci jednoho druhu. Obvyklá je kombinace dvou až tří barev z možné černé, červené, hnědé, žluté, šedé nebo bílé (May, 1959).

Dalším důležitým kritériem při rozlišování čmeláků je tvar hlavy (*caput*), respektive poměr její délky a šířky, přičemž obvykle platí, že čím je hlava delší, tím delší je i čelní štítek, tváře a sosák. Čelní štítek je mírně klenutá lesklá destička ležící před vkloubením tykadla a vpředu je spojen švem a pevnou blanou se svrchním pyskem. Zadní část štítu spolu se shora přiléhajícím čelem tvoří čmelákův obličej. Tváře jsou lysé, lesklé kosodélníkové destičky, jejichž tvar a struktura jsou dobrými druhovými kritérii, a k jejich přední hraně se připojují kusadla. Temeno hlavy nese tři jednoduchá očka, jejichž uspořádání je důležitou pomůckou při rozeznávání čmeláků od podobných včel medonosných (*A. mellifera*), protože zatímco čmeláci mají očka téměř v jedné přímce a na temeni (viz Obrázek 1), u včel je střední oko posunuto více do čela. Na postranních částech hlavy se nachází jeden pár složených očí (May, 1959) umožňující např. rychlou detekci pohybu, široký zorný úhel nebo percepci polarizovaného světla, která pomáhá čmelákům rozeznávat

tvary květů rostlin (Foster a kol., 2014). Kromě očí plní funkci přijímání smyslových vjemů také tykadla s velkým množstvím čichových a hmatových receptorů (May, 1959).

Ústní ústrojí je rozmístěno okolo dutiny ústní a skládá se ze svrchního pysku a páru kusadel, z páru čelistí a ze spodního pysku. Svrchní pysk a kusadla jsou velmi tvrdé, slouží tedy primárně ke sběru a rozžvýkání pylu, k obraně, zpracovávání vosku a stavebního materiálu, ale také k prokousání a odstranění některých překážek či přenesení menších předmětů. Sosák je tvořen čelistmi se spodním pyskem, které jsou naopak pružné, neboť jsou přizpůsobené k lízání a sání tekuté potravy. Před samotným nasátím sladkého roztoku jej čmelák ochutnává špičkou jazyka, na jehož kořenu jsou umístěny receptory chuti. Je-li sladké šťávy málo, líže ji pouze jazykem, avšak při sání z většího množství ponoří do tekutiny špičku sosáku, rozšířením hrtanu ji nasaje a následným sevřením hrtanu vtlačí do medného váčku, též nazývaného medné volátko (May, 1959).

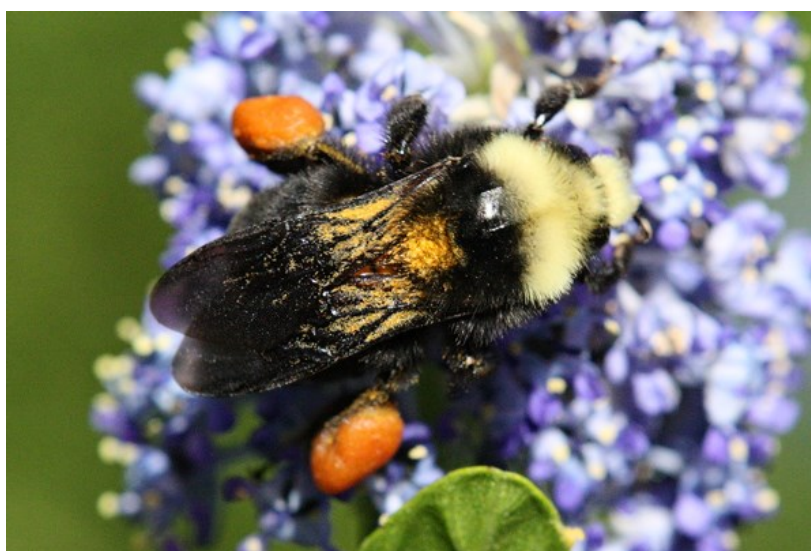


Obrázek 1: Schéma hlavy čmeláčí matky (zdroj: Přírodovědecká fakulta MUNI)

Hrud' (*thorax*) čmeláků je mohutná a vždy pokryta hustým ochlupením, jehož zbarvení je důležitým, byť nikoli zcela spolehlivým rozpoznávacím znakem. Rozlišujeme předohrud', středohrud', zadohrud' a bedra. Ta se skládají horního a dolního plátu (*tergit* a *sternit*), kdy nenápadný dolní plát tvoří spolu s břišním plátem prvního zadečkového článku zúžené spojení hrudi a zadečku, tzv. stopku, která je u čmeláků málo znatelná a celá zakrytá chlupy.

Na hrudi se také nacházejí tři páry průduchů (May, 1959) nazývané stigmata neboli spirakuly, které při pohybu nasávají vzduch do navazujících trachejí v závislosti na koncentraci kyslíku a oxidu uhličitého v tkáních (Bailey, 1954).

Na hrudi nasedají tři páry nohou skládající se stejně jako u včel z deseti článků. Jsou to: kyčel, příkyčlí, stehno, holeň, nárt a chodidlo se čtyřmi chodidlovými a jedním drápkovým článkem (Pavelka & Smetana, 2003). Zatímco samečci postrádají sběrací zařízení, na nohách samiček lze nalézt hned několik struktur určených pro sběr pylu, např. kartáček nebo pylový hřeben. Na zadních holeních jsou pak umístěny pylové košíčky, dobře viditelné na Obrázku 2, v nichž je veškerý sebraný pyl shromažďován. Křídla se svou stavbou podobají včelím, liší se pouze v žilnatině (May, 1959). Jejich poškození výrazně zkracuje život dělnic a ovlivňuje i aktivitu ve sběru potravy (Foster & Cartar, 2011).



Obrázek 2: Čmelák s plnými pylovými košíčky (© Rusty Burlew)

Zadeček (*abdomen*) se skládá u samiček ze šesti, u samečků ze sedmi hřbetních plátů (*tergitů*) a ze šesti břišních plátů (*sternitů*) u obou pohlavních forem. Po stranách každého hřbetního plátu je umístěn jeden pár průduchů. Pod špičkou posledního tergitu leží řitní otvor, pod nímž se nachází žihadlo (u matek a dělnic) a otvor pohlavní. Chitinové žihadlo je v klidu schováno uvnitř těla, avšak při obraně jím čmelák, na rozdíl od včely, může bodnout opakovaně. Čmeláčí jed je podobný včelímu. Je to čirá tekutina usmrcující hmyz, člověku netrpícímu alergií způsobuje nanejvýš svědivý otok (May, 1959; Ptáček, 2008).

## 2 Bionomie čmeláků

Tato kapitola je věnována popisu ročního životního cyklu čmeláků od založení hnízda jedinou matkou, přes eusociální život společenstva až po jeho zánik. Dalším předmětem zájmu je sociální struktura takového společenstva a vzájemné chování a komunikace jeho členů. Další části se zaměřují na potravní preference a strategie čmeláků jakožto opylovačů a jejich světové rozšíření včetně charakteristiky našich nejhojnějších druhů z hlediska výskytu a ekologických nároků.

### 2.1 Životní cyklus

Životní cyklus čmeláků je pouze jednoletý a jejich společenstva pravidelně na podzim zanikají. Zimu přečkávají jen mladé oplozené samičky-matky a každá z nich sama na jaře zakládá nové hnízdo. Jako první se z vajíček líhnou pouze neplodné dělnice, s jejichž pomocí matka na vrcholu sezóny vychová další generaci plodných jedinců, samic a samců. Poté stará matka i dělnice hynou a později na podzim, po splnění své biologické úlohy, umírají i samci (Žďárek, 2013).

#### 2.1.1 Soliterní život matky a založení hnízda

Roční cyklus v našich podmínkách začíná obvykle na jaře (Kriega kol., 2009), avšak načasování se výrazně liší v závislosti na druhu (Goulson, 2010). V našich končinách se za příznivého počasí probouzejí samičky čmeláka hájového (*B. lucorum*) a čmeláka zemního (*B. terrestris*) již na přelomu února a března, naproti tomu zakladatelky hnízd čmeláka lesního (*B. sylvarum*) vylétají až v květnu či v červnu (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). Většina druhů mírného pásma se probouzí postupně v průběhu několika měsíců, naopak matky arktických a subarktických druhů, jako např. *B. frigidus*, musí stihnout vylétnout do 24 hodin po rozvítí prvních vrbových kočiček (Vogt a kol., 1994), aby dokázaly během krátkého léta vychovat potomstvo.

Poté, co se dostatečně oteplí, prohřeje se půda a rozkvetou první živé rostliny, po zimním spánku vyhládlé samičky opustí svá zimoviště a začnou se krmit pylem a nektarem, aby se co nejdříve zotavily a mohly začít vyhledávat vhodná hnízdiště (Kriega kol., 2009). Umístění hnízda je také druhově specifické. Většina čmeláků (např. zemní – *B. terrestris*, hájový – *B. lucorum*) hnízdí v zemi a využívá již existující dutiny, často opuštěné nory

hlodavců či skalní štěrbiný apod. Některé druhy (čmelák rokytový – *B. hypnorum*, luční – *B. pratorum*) upřednostňují hnízda nad povrchem země, v dutinách stromů nebo v opuštěných ptačích budkách, jiné mohou hnízdit nad zemí i v zemi (čmelák zahradní – *B. hortorum*, lesní – *B. sylvarum*). Nejméně náročný je čmelák polní (*B. pascuorum*), který si vystačí i bez pevného úkrytu s trsem trávy či mechu (Goulson, 2010; Žďárek, 2013).

Při výběru vhodného místa pro hnízdění musí být samička velice pečlivá, protože čmeláci již založené hnízdo s plodem, na rozdíl od některých druhů včel, nedokážou opustit (Ptáček, 2008). Jakmile vyhovující místo najde, začne s přípravou hnízdní komůrky, na jejíž stavbu a vystlání většinou využije již na místě se nacházející materiál, jako je srst a peří, suchá tráva nebo mech. Zevnitř komůrku navlhčí nektarem, který poslouží jako rezervní potrava a dodatečná izolace. Nadbytek zkonsumovaného nektaru matka přemění ve speciálních zadečkových žlázách na vosk, z něž u vstupu do komůrky vytvoří tzv. medový džbáneček pro ukládání zásoby nektaru, který bude její potravou za nepříznivého počasí (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009). Poté z vosku smíchaného s pylem na dně vystaví plodovou buňku, do níž naklade první várku vajíček, přičemž jejich počet se může lišit podle druhu (Kriega kol., 2009), první snůška však obvykle čítá osm až 16 vajíček (Goulson, 2010). Nakonec buňku voskem uzavře a zahřívá ji vlastním tělem. Přibližně po čtyřech dnech se z vajíček vylíhnou larvičky, a matka tak musí kromě inkubace plodu pro něj začít také zajišťovat potravu ve formě pylu (Ptáček, 2008).

Podle způsobu krmení larev mohou být čmeláci rozděleni do dvou skupin. Některé druhy, tzv. stavitelé kapes (*pocket makers*), snášejí pyl do speciálních voskových kapes přilepených těsně k plodovým buňkám, z nichž se larvy zevnitř samy krmí. (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). Důsledkem tohoto způsobu krmení je nerovnoměrný přísun potravy k jednotlivým larvám, vlivem čehož z larev, které jsou dál od zdroje, později vyrostou menší dospělci (Pavelka & Smetana, 2003). Mezi tzv. skladovače pylu (*pollen storers*) se většinou řadí vývojově pokročilejší druhy čmeláků. Jejich strategie spočívá v ukládání pylu do kokonů vystavěných v hnízdě a následném individuálním krmením larev otvorem v plodové buňce (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013).

Čmeláci patří mezi hmyz s proměnou dokonalou, jejich se larvy se tedy po uplynutí asi deseti dnů přeměňují na kukly (May, 1959). Ke konci larválního vývoje si každá larva

upřede vlastní zámotek (kokon), v němž se promění v kuklu. Stadium kukly je zdánlivě méně náročné na péči, poněvadž nevyžaduje přísun potravy, zato potřebuje dostatek tepla pro úspěšnou přeměnu larválních tkání v orgány dospělého hmyzu. Jakmile si larvy z prvního kladení vytvoří kokony, založí matka druhou plodovou buňku, do které opět naklade vajíčka, z nichž se za tři až čtyři dny vylíhnou další larvičky. V této fázi musí samička nejen zahřívát stávající kukly a krmit hladové larvy, ale také zakládat další plodové buňky (Ptáček, 2008).

### **2.1.2 Eusociální život společenstva**

Alford (1975, citováno podle Goulsona, 2010) uvádí, že první dělnice se zpravidla líhnou po čtyřech až pěti týdnech v závislosti na teplotě a množství potravy. Podle Sladena (1989, citováno podle Ptáčka, 2008) se dělnice začínají líhnout již po 22–23 dnech, přičemž závisí také na druhové příslušnosti. Čerstvě vylíhnutí čmeláci mají měkká křídla a zcela bílé chlupy, nejpozději do dvou dnů se vyvine jejich typické zbarvení a tvrdá kutikula (Ptáček, 2008; Goulson, 2010). První generace dělnic je velmi drobná, výrazně menší než jejich matka, protože ta byla na veškerou péči o potomstvo sama. I v dalších generacích bývají sterilní samičky ve srovnání s matkou menší. Jejich velikost je podmíněna množstvím výživy v době larválního vývoje a také druhově. Již čtvrtého dne jsou dělnice schopny poprvé opustit hnízdo a vyletět shánět potravu (Ptáček, 2008), čímž odpadá tato povinnost matce, která přestane opouštět hnízdo a věnuje se pouze kladení vajíček, o něž spolu s dělnicemi pečuje (Kriega kol., 2009). Tak se hnízdo postupně rozrůstá (viz Obrázek 3) a na vrcholu svého rozvoje, obvykle až na konci léta, dosahují kolonie našich běžných čmeláků přibližně 100 až 400 členů (Goulson a kol., 2002) v závislosti na druhu, počasí (Žďárek, 2013) a plodnosti matky (Ptáček, 2008).

V dalším průběhu eusociální fáze života v hnízdě samička postupně klade stále méně oplozených vajíček a přibývá vajíček neoplozených (Kriega kol., 2009). V době, kdy je kolonie nejpočetnější, dochází k tzv. bodu zvratu a nastává období produkce pouze pohlavních jedinců, tj. samců a nových královen (Kriega kol., 2009; Goulson, 2010). Podle starších teorií dochází k této změně vlivem vnějších podmínek signalizujících přicházející zimu, tj. zkracování dne, ochlazování a úbytek kvetoucích rostlin. Takové vysvětlení je ale uspokojivé pouze u druhů přežívajících až do podzimu, avšak mnozí čmeláci, včetně našich

hojných čmeláků lučních (*B. pratorum*) a zemních (*B. terrestris*), plodí pohlavní jedince již na přelomu června a července. Právě u těchto druhů bylo prokázáno, že vývoj kolonie závisí na vnitřních zákonitostech, nikoli na vnějších podmínkách. Zahájení produkce pohlavní kasty souvisí se změnou poměru počtu dospělých dělnic a vyvíjejících se larev. Jakmile jsou dělnice početnější než larvy, nemají potíže se zajištěním nadbytku potravy, což má za důsledek usměrnění vývoje na větší pohlavní jedince (Žďárek, 2013).

Osud larev však nezáleží jen na dělnicích. Samičky čmeláka zemního (*B. terrestris*) na jaře zamezují prostřednictvím inhibičního feromonu vývoji pohlavních jedinců, a tak navzdory dostatečné výživě plodu vznikají jen dělnice. S věkem matka feromonální nadvládu na společenství postupně ztrácí a časem již nemůže tlumit vývoj dalších generací plodných samic a samců (Röseler a kol., 1981; Pereboom, 2000). Vlivem této skutečnosti nedochází k bodu zvratu dříve, než má kolonie dostatek pracovních sil pro zajištění výživy potomstva (Žďárek, 2013). V době, kdy matka klade již pouze neoplozená vajíčka, nastává další úsek eusociálního života kolonie, tzv. kompetiční fáze. U části dělnic dochází k vývoji vaječníků, díky kterým mohou samy začít klást neoplozená trubčí vajíčka (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). Své dominantní postavení nad ostatními dělnicemi signalizují kladoucí dělnice tzv. feromonem plodnosti (Žďárek, 2013).



Obrázek 3: Hnízdo čmeláka rokytového (*B. hypnorum*). Vespod jsou kokony staršího plodu, na něm larvy a buňky s vajíčky (© Vladimír Ptáček)



V průběhu tohoto období dříve či později stárnoucí matka-zakladatelka hyne, někdy i násilně přičiněním svých ambiciózních dcer, a chod společenstva pak řídí pouze dělnice, přičemž poslední vycvakaní trubci jsou už jen jejich synové (Žďárek, 2013). Avšak na základě genetických studií se ukázalo, že v průměru asi 95 % sameček jsou potomci původní matky a nikoli kladoucích dělnic (Alaux a kol., 2004). V kompetiční fázi při boji o dominanci sterilní dělnice chemicky signalizují svou podřízenost, aby nedošlo k jejich poranění až smrti a společenstvo mělo až po poslední plod k dispozici část pečujícího osazenstva (Amsalem a kol., 2009).

Mladé matky se líhnou téměř současně se samečky nebo brzy po nich. Protože byly v larválním stadiu vydatně krmeny, jsou výrazně větší než dělnice (May, 1959). Bezprostředně po vylíhnutí pouze pomáhají s pracemi v hnízdě a krmí se dělnicemi nashromážděným pylem, čtvrtý až pátý den poprvé podniknou orientační pročišťovací let a šestého dne se pak vydávají hledat partnera (Ptáček, 2008; Žďárek, 2013). Každý druh má své charakteristické pohybové a pachové rituály, které zajišťují spáření samic a sameček téhož druhu (Ptáček, 2008). Při páření je pro zachování vitality potomstva důležitá nepřibuznost obou rodičů, což je v přírodě zajištěno časovými odstupy mezi líhnutím samic a samců v rámci jednoho hnízda. Po úspěšném oplození se matka vrací zpět do hnízda, aby si naplnila volátka medem a krátce nato rodné hnízdo opouští, nikdy v něm neprezimovává. Poté vyhledá vhodné zimoviště v měkké půdě, pod kameny a kořeny či v dutinách, v němž stráví obvykle více jak šest měsíců do následujícího jara (Kriega kol., 2009). Po celé toto období, nazývané diapauza, samička přežívá ze svých značných tukových zásob (Goulson, 2010).

Samečci čmeláků se povětšinou líhnou o trochu dříve než samičky a ve větším počtu (Žďárek, 2013). Jsou přibližně stejně velcí jako robustnější dělnice, někteří jedinci jsou však nápadně malého vzrůstu či naopak, v závislosti na výživě v období larválního vývoje. Od jejich sester je také odlišují o jeden článek delší tykadla a pestřejší zbarvení (May, 1959). Prvních pár dní života setrvávají v hnízdě a podobně jako včelí trubci příliš nepomáhají dělnicím s pracemi, na rozdíl od mladých matek. Jakmile se jim vybarví „kožíšek“, navždy opouští své rodné hnízdo a přežívají venku na květech rostlin s jediným životním cílem – nalezením neoplozené samičky (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). Během pozdního léta

a raného podzimu již většina odchovaných samiček a samečků kolonii opustila, dělnice omezují kladení vajíček a postupně hynou. Venkovní hnízda jsou napadána nejrůznějšími parazity a škůdci. S odkvětem živných rostlin přichází také nedostatek potravy, a tak čmeláčí společenstva nakonec zanikají (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009).

## 2.2 Struktura společenstva a sociální chování

Z porovnání společenstev čmeláků a včel dlouho čmeláci nevycházeli s nejlepší reputací. Jejich hnízda jsou na první pohled chatrnější a méně organizovaná než včelí, neuklizená, plná výkalů, parazitů a komenzálů<sup>1</sup>. Z tohoto důvodu a také proto, že není snadné čmeláčí kolonie v přírodě najít, se vědci ke zkoumání jejich sociálního systému dlouho neměli. Dělnice byly považovány za univerzální pracovnice, kdy každá z nich plní veškeré povinnosti, aniž by si práci dokázaly efektivně rozdělit, jako to dělají např. mravenci nebo včely (Goulson, 2010). Kruhový tanec včel medonosných (*A. mellifera*) je znám již řadu let, avšak komunikace čmeláků ohledně zdrojů potravy je podrobněji zkoumána teprve od přelomu tisíciletí (Dornhaus & Chittka, 1999; Dornhaus & Chittka, 2001). Nicméně v posledních dekádách zájem o čmeláky značně vzrostl a již není pochyb, že se jedná o pravý společenský hmyz, neboť splňují všechna kritéria pro takové označení (Goulson, 2010; Žďárek, 2013). Jediná matka je zodpovědná za plození potomstva, o které se stará většina členů, a alespoň po část životního cyklu se překrývají mateřská a dceřiná generace. Přesto ale čmeláci za nejnáročnějším sociálním hmyzem zaostávají. Například nevykládají poplašné chemické signály jako vyspělá hmyzí společenstva a jejich dospělci se, na rozdíl od včel a mravenců, nedokážou navzájem krmit (Žďárek, 2013).

### 2.2.1 Určení kasty a dělba práce

Základní společenská struktura ve čmeláčím hnízdě je již do značné míry popsána v kapitole 2.2.1 Eusociální život společenstva (str. 14). Každý čmelák je příslušníkem jedné ze tří kast – matky, dělnice a samci – která je mu určena ještě před vylíhnutím. Jaká bude čmelákova role v kolonii, závisí na množství potravy a přítomnosti matčina inhibičního

---

<sup>1</sup> Organismus mající prospěch ze svého hostitele, aniž by na něj měl pozitivní či negativní vliv

feromonu v rané fázi larválního vývoje (Röselera kol., 1981; Pereboom, 2000; Žďárek, 2013). Zatímco budoucí včelí královny jsou krmeny mateří kašičkou, nutričně bohatší než potravou podávanou larvám, z nichž se mají stát dělnice (Haydak, 1943), čmeláci takové rozdíly v kvalitě výživy svého potomstva nedělají. Po počátečním krmení larev pylem přecházejí na směs pylu a nektaru v kombinaci s bílkovinami vylučovanými dospělými jedinci. Celkový obsah živin v potravní směsi je pro všechny larvy stejný (Pereboom, 2000). Pro většinu druhů čmeláků platí, že zvýšení počtu dělnic vůči larvám, tj. vyšší frekvence krmení, vede k nárůstu produkce pohlavních jedinců (Alford, 1975, citováno podle Goulsona, 2010; Žďárek, 2013). Výjimkou je např. čmelák zemní (*B. terrestris*), u něž k vydatnějšímu krmení budoucích matek dochází až poté, co larvy nastávajících dělnic už potravu nepřijímají, tj. jejich kasta již byla určena (Pereboom, 2000). Na experimentu s larvami čmeláka zemního Pereboom a kol. (2003) demonstrovali, že hladovějící larvy chemicky stimulují dělnice, aby je nakrmily. To naznačuje, že frekvence přísunu potravy by mohla být přinejmenším částečně ovlivňována samotnými larvami spíše než dělnicemi. Matčina role v ovlivnění kasty spočívá ve vylučování feromonu, na něž je plod citlivý okolo druhého až pátého dne larválního stadia. Při absenci feromonu se z larev vylíhnou plodné samičky, v opačném případě sterilní dělnice (Röselera kol., 1981; Pereboom, 2000).

V rámci kasty dělnic lze pozorovat nápadné rozdíly ve velikosti jedinců, dokonce i uvnitř jednoho hnízda. Tento fenomén je u hmyzu velmi vzácný a mezi ostatními sociálními včelovitými (Apidae) nebyl nikdy popsán. Např. dělnice včely medonosné (*A. mellifera*) jsou výrazně jednotné co do velikosti, zejména v rámci jedné kolonie (Goulson, 2010). Vysvětlení, proč se čmeláčí dělnice tolik liší velikostí, je více. První generace dělnic je vychována pouze matkou, která je jediným zdrojem potravy a tepla, a larvy umístěné blíž k inkubující samičce rostou rychleji. Po vylíhnutí dělnic již matka není na krmení a zahřívání potomstva sama, a proto velikostní rozdíly přestávají být tak patrné (Alford, 1975, citováno podle Goulsona, 2010). Avšak u stavitelů kapes (*pocket makers*), kteří své larvy krmí nepřímo prostřednictvím voskových kapes, v nichž ukládají pyl (viz 2.1.1 Soliterní život matky a založení hnízda, str. 12), se množství přijaté potravy od umístění larvy v plodové buňce (nelze také vyloučit, že o potravu aktivně nesoupeří). Tím se vysvětluje, proč jsou mezi dělnicemi stavitelů kapes větší rozdíly než mezi skladovači pylu (*pollen-storers*), které larvy krmí individuálně (Alford, 1975, citováno podle Goulsona, 2010).

V této skupině je tedy růst potomků přímo pod kontrolou pečujících dělnic, a přesto je jejich velikost značně kolísavá (Ribeiro, 1994).

Zdá se nepravděpodobné, že příčinou by bylo zanedbávání některých larev ve prospěch druhých. Pokud by jednotná velikost dělnic byla pro společenstvo výhodná, nejspíš by se u čmeláků vyvinuly mechanismy, které by ji zajistily. Pravděpodobněji má tato velikostní variabilita adaptivní funkci, tedy pro kolonie je prospěšné produkovat dělnice různých velikostí (Goulson, 2010). Nejbližší příklady takové variability v kastě dělnic sociálního hmyzu nalezneme u některých druhů mravenců a termitů, kde velikost souvisí s jejich chováním, a podle své velikosti se jedinci specializují na určité úkoly (obrana hnízda, shánění potravy apod.). Specializace jednotlivých dělnic na konkrétní práci je považována za klíčový faktor ekologického úspěchu eusociálního hmyzu (Goulson, 2010). Stejně jako včely medonosné (*A. mellifera*) i čmeláci vykazují věkem podmíněnou specializaci kasty dělnic, kdy mladé dělnice pracují nejprve v hnízdě a až později se věnují shánění potravy (O'Donnell a kol., 2000). Od druhého dne po vylíhnutí čmeláci vylučují na spodní straně zadečku vosk, jehož produkce ale po prvním týdnu klesá. Protože nachází upotřebení výhradně při údržbě hnízda, jsou k těmto pracím předurčeny nejmladší dělnice. Jediný rozdíl mezi včelami a čmeláky v případě věkem podmíněné specializace je proměnlivý věk čmeláčích dělnic, ve kterém se stávají sběratkami potravy, a že některé z nich se sběratkami nikdy nestanou (Goulson, 2010). Mladší sběratky obvykle sbírají nektar a s přibývajícím věkem se více orientují na sběr pylu, poněvadž sběr a manipulace s pylem je složitější než v případě nektaru (Raine & Chittka, 2007b).

Kde čmeláci nad včelami vítězí, je v přizpůsobivosti chování. Jednotlivci se dokážou přeorientovat na jiné úkoly v závislosti na aktuálních požadavcích kolonie. Například dělnice pracující v hnízdě mohou začít shánět potravu, pokud jsou experimentálně odstaveny sběratelky nebo odstraněny potravní rezervy (Pendrel & Plowright, 1981; Goulson, 2010). Podobná situace nastává i v případě pokusného odstranění zásob nektaru, načež se sběratelky specializované na pyl zaměří na nektar, a naopak (Plowright & Silverman, 2000; Goulson, 2010). Obvykle dělnice specializované na shánění potravy zajišťují většinu jejího přísunu, zatímco převážnou část prací v hnízdě provádějí jejich mladší sestry k tomu určené (O'Donnella kol., 2000). Hlavním přínosem specializace jedinců na konkrétní činnost je

vyšší efektivita práce. Dělnice, které jsou primárně sběratelkami, také občas vykonávají činnosti v hnízdě, ale mnohem pomaleji než jejich zkušenější hnízdní kolegyně (Cartar, 1992). Kromě shánění potravy a péče o potomstvo mají dělnice ještě alespoň jeden speciální úkol. Velká hnízda čmeláka hájového (*B. lucorum*), zemního (*B. terrestris*), rokytového (*B. hypnorum*) a pravděpodobně mnoho dalších druhů mají jednu nebo více dělnic na stráži u vstupu do hnízda, které několik dní v řadě pečlivě kontroluje vracející se sběratelky, aby rozpoznaly případné vetřelce (Free, 1958; Goulson, 2010).

### 2.2.2 Řízení reprodukce a vztah matky s dělnicemi

Eusociální blanokřídlí s ročním životním cyklem zpravidla produkují nové pohlavní jedince ke konci života kolonie (Wilson, 1971) a čmeláci nejsou výjimkou. Omezení reprodukce ke konci cyklu zajišťuje, že v době líhnutí pohlavních jedinců je v hnízdě k dispozici nejvíce pracovní síly (Oster & Wilson, 1978). Zásadním faktorem omezujícím růst kolonie je snižující se dostupnost potravy s odkvětem živných rostlin. Přesto se společenstva některých druhů (např. čmelák luční – *B. pratorum*) rozpadají ještě v období hojnosti, pravděpodobně vlivem nárůstu parazitů (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009).

Před započtením produkce pohlavních jedinců je život ve čmeláčím hnízdě poměrně harmonický, ale později, když se začínají líhnout mladé matky a samečci, může mezi členy kolonie docházet až k fatálním konfliktům. Načasování produkce pohlavních jedinců se u čmeláků různí. Některé kolonie čmeláka zemního (*B. terrestris*) přecházejí z produkce dělnic na první pohlavní generaci v poměrně rané fázi, asi deset dní po vylíhnutí prvních dospělých dělnic, přičemž produkují především samce. U ostatních kolonií k této změně dochází až po více jak třech týdnech a líhne se daleko více mladých matek. V obou případech kompetiční fáze nastává po jednom měsíci od vylíhnutí prvních dělnic (Duchateau & Velthuis, 1988).

Dělnice, u nichž je pozorovatelný vyšší stupeň vývoje vaječnicků, se stávají agresivnějšími vůči vetřelcům i vlastním sestrám (Free, 1958; Foster a kol., 2004). Tento jev se častěji vyskytuje u dělnic pracujících v hnízdě, poněvadž sběratelky nemají tolik příležitostí k reprodukci (Fostera kol., 2004). Agresivita dělnic neustále narůstá, královna ztrácí své dominantní postavení a přestává produkovat feromon, kterým zabraňuje rozmnožování dělnic (Goulson, 2010). V kompetiční fázi života kolonie tyto dělnice

nakladou svá vlastní, neoplozená vajíčka, která se jim matka pokusí sníst, a místo nich naklást zase svá vajíčka (Free a kol., 1969). Odvetné pojídání matčiných vajíček dělnicemi je zejména u některých druhů častý jev (Bloch & Hefetz, 1999). Vzájemná likvidace ještě nevylíhnutého potomstva vede ke konfliktům v hnízdě, při nichž někdy dochází i k usmrcení matky vlastními dcerami (Van Doorn & Heringa, 1986). Matkovraždy byly často pozorovány v pozdější fázi života kolonie u řady druhů čmeláků jako výsledek narůstajícího konfliktu mezi královnou a dělnicemi. Jak moc je smrt matky pro dělnice výhodná, záleží na jejím zdravotním stavu a započetí produkce pohlavních jedinců. V případě kolonií s časnou produkcí většího počtu sameček je pro dělnice výhodné se královny zbavit, protože tak mohou zvýšit své šance na vychování vlastních synů, kteří jsou pro ně důležitější než jejich bratři. Na druhou stranu tím ale připravují společenstvo o nemalé množství plodných sameček, jejichž vajíčka může naklást pouze matka. V koloniích s pozdějším započatím produkce je předčasné usmrcení matky nevýhodnou strategií, neboť plodných sameček se zvládne vylíhnout jen velice málo (Bourke, 1994).

### 2.2.3 Behaviorální a feromonální komunikace

Kruhový tanec včely medonosné (*A. mellifera*) je pravděpodobně jedním z nejestudovanějších a nejkompexnějších nám známých způsobů hmyzí komunikace, při kterém si včely najednou předávají více informací, než kolik by zvládla většina obratlovců. U čmeláků se naopak dlouho předpokládalo, že shánění potravy je solitérní záležitost, že dělnice mezi sebou nekomunikují o dobrých zdrojích potravy a nedokáží se nasměrovat na konkrétní místa, takže si každý jedinec musí sám osvojit, které květy nabízejí nejvíce nektaru a pylu (Kerr, 1969; Frisch, 1993). Ukázalo se však, že mezi dělnicemi dochází k vzájemné komunikaci i označování zdrojů potravy, pouze se nenavigují na přesná místa. Ve svém experimentu Dornhausová a Chittka (1999; 2001) prokázali, že při návratu do hnízda úspěšné potravu shánějící dělnice čmeláka zemního (*B. terrestris*) stimulují ostatní dělnice a komunikují jim vůni zdroje potravy, který lokalizovaly. Vracející se sběratelka vzrušeně pobíhá po hnízdě, naráží do ostatních dělnic a bzučí. Přestože se komunikační pohyby čmeláků oproti včelímu tanci jeví jako zcela nahodilé (Dornhaus & Cameron, 2003), velmi úspěšné sběratelky pobíhají po hnízdě rychleji a déle než ty, které při obstarávání potravy příliš nepochodily (Dornhaus & Chittka, 2001).

Kromě behaviorální signalizace uvolňují sběratelky také feromon, a stimulují tak dělnice k opuštění hnízda a hledání zdroje vůně. Dělnice v hnízdě reagují různě v závislosti na kvalitě (obsahu cukru) přineseného nektaru, s větší pravděpodobností vyrazí hledat potravu, pokud je nektar bohatý na cukr (Dornhaus & Chittka, 2005). Experiment Pelletiera a McNeila (2004), při kterém byla čmelákům uměle podávána doplňující výživa, naznačuje, že má-li kolonie dostatečné zásoby, dělnice v hnízdě na informace o dobrém zdroji potravy nereagují. Pravděpodobně se tak děje proto, že shánění potravy je v takové situaci energetické nevýhodné a zbytečně nebezpečné.

Sběratelky se záměrně vyhýbají květům, které v nedávné době navštívily buď ony samy, nebo jiné čmeláčí a včelí dělnice, čímž zefektivňují svůj výkon. Čerstvě opylované květy poznají podle žlázových sekretů zanechaných přechozími návštěvnicemi. Chemická stopa pochopitelně odpuzuje další sběratelky jen tak dlouho, dokud nevyprchá, což obvykle odpovídá době, za kterou se květ nektarem znovu naplní, a u různých druhů rostlin se tento interval liší (Goulson a kol., 2000; Žďárek, 2013). Čmeláci odpuzující sekrety nezanechávají ani nedávkuje vědomě, nýbrž bezděčně označují všechny květy rovnocenně, a na nich pak časem dochází ke změně chemického složení stopy, tedy i její vůně. Létavky se postupně na různých květech učí poznávat, při jakém stáří stopy se již vyplatí daný květ opylovat znovu (Stout & Goulson, 2001). Jak bylo dříve naznačeno, čmeláci dokážou přecítit i pachové stopy zanechané včelami a naopak, z čehož vyplývá, že se nejedná o feromonální látky, které by ovlivňovaly pouze chování jedinců téhož druhu (Wilms & Eltz, 2008).

Komunikaci prostřednictvím vůní a feromonů využívají i samečci při hledání a vábení neoplozené samičky, přičemž aby nedocházelo k páření mezi různými druhy, odlišují se od sebe způsobem námluv, které lze zjednodušeně rozdělit do tří kategorií. V nejjednodušším případě sameček poletuje nad cizím hnízdem nebo opodál vyčkává, až se vylíhnou první samičky. Někteří jsou tak nedočkaví, že se s nimi spáří přímo v hnízdě (Žďárek, 2013). V okolí jednoho hnízda se může najednou sejít samečků několik a často se o samičky i poperou. Že se nejedná o dělnice, poznají podle vůně jejich pohlavního feromonu (Cahlíková a kol., 2004). Nachází-li se více hnízd blízko u sebe, samečci mezi nimi mohou pravidelně přelétávat (Žďárek, 2013).

Druhá skupina, do které patří např. i náš čmelák klamavý (*B. confusus*), má velké oči a relativně dobrý zrak. Z přehledného místa vyhlíží potenciální partnerky a pravidelně se vydávají na hlídkovací lety do vzdálenosti 10–15 metrů. Upoutá je každý letící předmět podobné velikosti jako čmeláčí samička, někdy i malý pták. Teprve zblízka a podle vůně jsou schopni určit, zda se jedná o příslušnici stejného druhu (Žďárek, 2013). Samečci si svá pářící teritoria střeží a brání je před konkurencí po mnoho dní. Nároky na umístění pozorovatelný se liší podle druhu, vždy však platí, že se vyhýbají místům potravně atraktivním pro dělnice, tj. s vyšší koncentrací opylovatelných květů. Činí tak pravděpodobně proto, že si rostliny ve svém teritoriu označují vlastními feromonovými značkami za účelem přivábení samičky svého druhu (Valterová a kol., 2019).

Většina čmeláků ale příliš dobrý zrak nemá, a musí se tak řídit především svým čichem. Škála vůní samčího feromonu je tak rozmanitá, že samičky podle nich nemají problém poznat partnera svého druhu a vyhnout se cizím nápadníkům. Samečci si svým feromonem označují trasy, po kterých opakovaně prolétávají a hlídkují. Po jedné takové trase může poletovat i několik samců najednou, a samičky si tak mezi nimi mohou vybírat. Volba správného partnera je velmi důležitá, protože na rozdíl od včel se mladé čmeláčí matky páří pouze jednou (Žďárek, 2013). Druh od druhu se liší nejen složením a vůní svých feromonů, ale také charakterem námluv. Někteří samečci označují voňavými vějíčkami vrcholky stromů a keřů, jiní je kladou na nižší vegetaci. U některých k námluvám dochází na otevřeném prostranství, u jiných v obklopení lesa. Dodržování těchto vrozených zásad usnadňuje čmelákům nalezení správného partnera a brání mezidruhovému křížení i v případě, že je složení a vůně feromonů dvou odlišných druhů velmi podobné (Bergstrom a kol., 1981).

### **2.3 Vztah k rostlinám a strategie opylování**

Mezi čmeláky jako opylovači a některými druhy rostlin, které jim poskytují potravu, je velmi úzký vztah, kdy jsou na sobě obě strany existenčně závislé. Jedná se hlavně o rostlinné druhy s hlubšími, trubkovitými květy, jako jsou např. prvosenky, bodláky či chrupy, které čmelákům pro sběr nektaru velmi vyhovují, zatímco jiný hmyz s kratším sosákem nedokáže dosáhnout na jejich dno. Naopak zcela otevřeným květům se čmeláci obvykle vyhýbají. Také rostliny s pevně sevřenými korunními plátky mnohdy dokážou otevřít a opylovat pouze



čmeláci díky své robustní konstituci. (Kriega kol., 2009; Hrouda a kol., 2019). Některé rostliny, mezi něž patří např. rajčata, borůvky či brusinky, mají drobné svěšené kvítky, z jejichž prašníků se pyl uvolní pouze zatřepáním. Zatímco včely se těmto květům vyhýbají, protože se k jejich pylu nedostanou, čmeláci mají pro tuto příležitost speciální techniku, tzv. sonikaci (viz Obrázek 4): zavěsí se pod květ vzhůru nohama, prudce rozvibrují křídelní svaly a třeseem uvolněný pyl zachytávají do „kožíšku“ na spodní straně hrudi (Pritchard & Vallejo-Marín, 2020). Čmeláci jsou také na opylující hmyz nezvykle otužilí, a na pastvu tak mohou vylétat za chladu a deště, dokonce i za mírného mrazu (Corbet a kol., 1993). Ve srovnání se včelami jsou čmeláci efektivnější opylovači květů dýní, melounů, okurek a mnoha odrůd jabloní, protože mají při sání nektaru lepší kontakt s tyčinkami (Stanghellini a kol., 1998; Thomson & Goodell, 2001).



Obrázek 4: Čmelák opylující technikou sonikace květ rajčete (© David L. Green, 2009)

Přestože mají své preference, stejně jako většina hmyzu jsou čmeláci ve výběru potravy poměrně flexibilní a podle dostupnosti mohou navštěvovat řadu nejrůznějších rostlin. Jejich morfologické adaptace v podobě lízacího ústrojí, dlouhého sosáku, chlupatého těla a pylových košíčků jim sice umožňují opylování široké škály druhů rostlin, avšak ne všechny jsou pro ně snadno dostupné a výnosné. Proto mají čmeláci své strategie, jak ze shánění potravy vytěžit co nejvíce (Goulson, 2010). O opylujícím hmyzu je známo, že si

osvojuje preferenci květů určitých druhů rostlin, které jim již dříve poskytly dostatek potravy. Přitom přirozeně ignoruje svým potřebám nevyhovující rostliny, ale mívá i mnoho vhodných, na pyl a nektar hojných květů. Nejen čmeláci jsou schopni na základě smyslových vjemů (vůně, barvy a tvaru) a předchozí zkušenosti identifikovat výnosné květy (Goulson, 2010).

Sběratelky se v průběhu svých letů za potravou učí spojovat si určité vlastnosti rostlin s množstvím a kvalitou (obsahem cukru) nektaru a pylu, který jim v minulosti jejich květy poskytly. Osvojit si takovou znalost jim trvá tři až pět po sobě jdoucích návštěv daného květu, vytvořená preference pak může přetrvávat minuty, hodiny až dny (Dukas & Real, 1991; Keasar a kol., 1996; Goulson, 2010). Naučené upřednostňování určitých rostlin je velmi silné a naprostá většina navštívených květů během jednoho letu patří k těm, které si dělnice zafixovaly jako výnosné. Preference jednotlivých sběratelek nejsou univerzální a liší se i v rámci jednoho druhu (Barth, 1985). Toto naučené chování vešlo ve známost jako tzv. „stálost“, nebo též „věrnost“ rostlině (*flower constancy*) (Waser, 1986). Pro rostliny má taková strategie jejich opylovačů zásadní význam z reprodukčního hlediska, neboť snižuje mezidruhový přenos pylu a nežádoucí křížení (hybridizaci) mezi příbuznými druhy (Goulson, 2010). „Věrnost“ určitým květům však není za všech okolností vždy nejvýhodnější, protože čmeláci nevyhnutelně míjejí další, na potravu bohaté rostliny. Pokud by opylovali bez rozdílu všechny výnosné květy (za předpokladu, že by věděli, které to jsou), mohli by sháněním potravy ušetřit čas, resp. strávit méně času přelétáváním mezi svými naučenými zdroji (Goulson, 2010).

Je důležité zdůraznit, že „věrnost“ rostlinám není zdaleka absolutní. Sběratelky opylují v menší míře i jiné květy (u čmeláků se takové chování nazývá *minoring*), a mohou tak časem změnit své preference v reakci na opakující se nedostatečné množství potravy nebo omezení dostupnosti preferované rostliny. *Minoring* může sloužit také k průběžnému sledování množství pylu a nektaru na běžně nenavštěvovaných stanovištích a ke kontrole, zda některé nové rostliny nejsou výnosnější (Keasar a kol., 2013). Zejména čmeláci často během svého letu za potravou navštěvují několik rostlin, které obvykle neopylují, a jsou výrazně méně „věrní“ než včely (Goulson, 2010). Gegeer a Laverty (2004) srovnávali chování včel a čmeláků při hledání potravy za použití kombinace stejně výnosných modrých

a žlutých květů. Zjistili tak značné rozdíly mezi těmito druhy hmyzu, přičemž včely měly tendenci vracet se spíše k jedné barvě květu, čmeláci naopak ochotně navštěvovali obě barvy bez rozdílu. Pro včely i čmeláky však platí, že mohou změnit své preference v závislosti na kolísavém množství a kvalitě získávané potravy a na měnící se frekvenci výskytu určitého druhu rostlin (Kunin, 1993; Chittka a kol., 1997). Například Raine a Chittka (2007a) zjistili, že čmeláci s největší pravděpodobností přistanou na rostlině, která je stejného druhu jako ta, již navštívili naposled. Pokud na ni ale pak delší dobu nenarazí, při dalším setkání ji minou bez povšimnutí navzdory předchozí dobré zkušenosti.

Čmeláky a včely lze často spatřit, jak se vznášejí před květem a prohlížejí si jej, někdy se krátce dotknou koruny, načež bez snahy o opylení odletí pryč. Takový květ byl vyhodnocen jako nevýnosný a opylovačům se nevyplatí věnovat mu čas a energii. Čmeláci mají několik kritérií a způsobů zhodnocení, zda je opylování určitého květu výhodné (Goulson, 2010). Je-li květ otevřený a prašníky dobře viditelné, jsou schopni vizuálně posoudit množství pylu (Cresswell & Robertson, 1994) a v některých případech i obsah nektaru, přestože ten u většiny květů není zvenku viditelný. Množství nektaru posuzují čmeláci také díky jeho odpařování, podle vůně a vlhkosti v okolí květu (Corbet a kol., 1979). Další faktor ovlivňující počínání čmeláků při shánění potravy je pohlaví květu. Sběratelky zaměřující se na sběr pylu preferují květenství s větším podílem samičích květů, neboť produkují více pylu než nektaru. Dělnice specializované na nektar zase vyhledávají spíše samčí květy (Goulson, 2010).

K rozpoznávání rostlin a identifikaci hojných zdrojů potravy je hmyz schopen využívat také symetrie květů. Včely i čmeláci vykazují vrozenou preferenci pro symetrické květy (Giurfa a kol., 1996), které nejenže navštěvují častěji, ale též se na nich zdržují déle než na asymetrických (West & Laverty, 1998). Příčina tohoto chování stále není objasněna, ovšem předpokládá se, že symetrie květu může být pro čmeláky indikátorem dostatku potravy (Goulson, 2010), protože dokonalé symetrické květy bývají obvykle mladší, a produkují tedy více nektaru (Møller, 1995). Poměrně specifickou roli při opylování pak sehrává teplotní zisk (*thermal reward*), neboť udržení optimální tělesné teploty představuje pro opylovače nemalou výzvu. Za letu sice dochází k produkci a výdeji velkého množství tepla, ale při zastávce na květu, zvláště zdrží-li se čmelák delší dobu, vyvstává riziko poklesu tělesné

teploty pod přibližně 30 °C, kdy už by se čmelákovi nemuselo podařit znovu vzlétnout. Tomu lze zabránit vytvářením tepla svalovým třesem nebo metabolickou cestou, ale taková řešení jsou velmi energeticky náročná (Goulson, 2010). Čmeláci si proto pomáhají naučeným upřednostňováním květů, které díky své barvě pohlcují více světla, tudíž opylujícímu hmyzu při kontaktu neodebírají tolik drahocenného tepla, a navíc poskytují i teplejší nektar (Dyer a kol., 2006; Goulson, 2010).

## 2.4 Výskyt a naše nejhojnější druhy

Typickou domovinou čmeláků je holoarktická oblast, přesněji celé mírné pásmo severní polokoule (Žďárek, 2013; Maceka kol., 2017). Nejvíce druhů se však doposud vyskytuje v pevninské i ostrovní Asii, odkud pravděpodobně pocházejí (konkrétně ze sibiřské části) a poté se rozšířily na západ přes Evropu do Severní i Jižní Ameriky (May, 1959; Goulson, 2010; Žďárek, 2013). Díky své robustní konstituci a hustému ochlupení jsou schopni udržovat stálou, na vnějším prostředí do značné míry nezávislou teplotu těla, a je tedy přirozené, že preferují chladnější mírné klima. V oblastech za polárním kruhem se dostali až do vzdálenosti necelých 1000 km od severního pólu, vyskytují se i v Himalájích ve výškách mezi 1000 a 5600 m. n. m. a horskými pásmy Kordiller a And pronikli až do Ohňové země, nejjižnějšího cípu Jižní Ameriky (Žďárek, 2013; Maceka kol., 2017). V Evropě na ně lze narazit všude, včetně nejvyšších poloh, pokud se tam vyskytují živné rostliny. Nechybí ani na ostrovech Severního a Baltického moře (May, 1959), jen ve Středomoří se s nimi setkáme výjimečně (Žďárek, 2013). Naprostá absence čmeláků je pouze tam, kde pro ně není vhodná potrava, jako např. v dlouhodobě zamrzlých oblastech na zemských pólech a ve střední části Grónska, také v pouštích Arábie a na Sahaře, přes kterou se nedokázali dostat ani do střední a jižní Afriky včetně Madagaskaru. Na africkém kontinentu je možné se s nimi setkat výhradně v hornatém pásmu severního pobřeží podél Tuniska, Alžírsko a Maroka. V Austrálii původně také nežili, avšak byli tam v 60. letech 18. století dovezeni z Anglie z důvodu nedostatku vhodných opylovačů též introdukovaného červeného jetele. Totéž se stalo i v 70. letech téhož století na Novém Zélandu (May, 1959).

V současné době žije na světě přibližně 250 druhů čmeláků a lze předpokládat, že na rozdíl od mnohých dalších taxonomických skupin hmyzu jich byla už většina popsána a pojmenována (Williams, 1998; Goulson, 2010; Žďárek, 2013). Většina těchto druhů je

klasifikována jako „praví“ čmeláci, zbývajících asi 45 druhů je známo jako pačmeláci (rod *Psythirus*), kteří parazitují v hnízdech čmeláků, loupi jejich nashromážděnou potravu a využívají je k výchově vlastního potomstva. (Goulson, 2010; Žďárek, 2013).

Na území České republiky a Slovenska bylo zaznamenáno pouze 31 druhů čmeláků a devět druhů pačmeláků, ale řada z nich je považována za vyhynulé, či jsou velmi vzácní a jejich výskyt nebyl již řadu let potvrzen (Přidal, 2004; Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). V obhospodařované zemědělské krajině se běžně vyskytuje jen devět druhů, které jsou uvedeny v Tabulce 1, přičemž nejčastější je čmelák zemní (*B. terrestris*), skalní (*B. lapidarius*) a rolní (*B. pascuorum*). Výskyt čmeláků v přírodě závisí na mnoha faktorech a v průběhu let kolísá. Velkou roli hraje zejména průběh zimy a jara, nedostatek vláhy či naopak záplavy. Na druhové zastoupení čmeláků na určité lokalitě má vliv především přítomnost vhodných živných rostlin, vlhkost stanoviště, nabídka vyhovujících míst pro založení hnízda, u některých druhů nadmořská výška apod. (Kriega kol., 2009). Ke změně druhového spektra i počtu jedinců téhož druhu na lokalitě často také dochází vlivem lidské činnosti. Úbytek čmeláků v přírodě jako důsledek intenzivní zemědělské činnosti a urbanizace krajiny je v posledních desítkách let celoevropským trendem (Kosiora kol., 2007; Ghisbain kol., 2023).

Následující tabulka obsahuje výčet devíti našich nejhojnějších druhů čmeláků, spolu s jejich světovým rozšířením, výskytem v České republice a nároky na stanoviště. Seznam druhů je převzat z publikace Ryby a kol. (2018). Ostatní použité informace pocházejí z publikací Pavelky a Smetany (2003), Kriega a kol. (2009) a Macka a kol. (2017).

Tabulka 1: Rozšíření našich nejhojnějších druhů čmeláků a jejich ekologické nároky

| Druh                                      | Rozšíření a výskyt v ČR  | Ekologické nároky  |
|---|--|--|
| čmelák zemní<br><i>Bombus terrestris</i>  | Palearktický druh; rozšířen v celé Evropě, severní Africe, na východ až do střední Asie; v ČR všudypřítomný  | Obývá teplá a suchá otevřená stanoviště, okraje světlejších lesů a kulturní krajinu v nížinách a středních polohách; hojný také v podhorských oblastech a horách; polyektický <sup>2</sup> |
| čmelák luční<br><i>Bombus pratorum</i>    | Západopalearktický druh s výskytem po celé Evropě; v ČR hojný ve středních a vyšších polohách  | Spíše chladnomilný, nevyskytuje se v otevřených biotopech nížin a teplých oblastech; preferuje vlhké lesy, paseky, louky a pastviny; polyektický   |
| čmelák lesní<br><i>Bombus sylvarum</i>    | Rozšířen v celé Evropě a mírné Asii; v ČR hojný v nižších a středních polohách   | Vyhledává teplá a suchá stanoviště; vázán především na otevřené biotopy, uzavřeným lesním celkům se spíše vyhýbá; častý na hluchavkovitých rostlinách                                      |
| čmelák hájový<br><i>Bombus lucorum</i>    | Palearktický druh; rozšířen v celé Evropě a střední Asii; v ČR všude hojný i v horských oblastech  | Obývá rozmanité, především vlhké a stinné biotopy; upřednostňuje lesy (včetně horských) a paseky   |
| čmelák zahradní<br><i>Bombus hortorum</i> | Palearktický druh; rozšířen v celé Evropě, severní Africe, Středním východě, přes jižní Sibiř, Bajkal až po severní Mongolsko; v ČR hojný od nížin po nižší polohy hor | Osidluje světlejší lesy a lesní okraje s přilehlými loukami, zahrady a parky s dostatkem křovin; vyhýbá se otevřeným a odlesněným plochám; významný opylovač jetele                        |

<sup>2</sup> V kontextu opylovačů se jedná o živočicha, který není specializován pouze na jediný druh kvetoucích rostlin

|  |   |   |
|--|---|---|
| <p>čmelák rolní<br/><i>Bombus pascuorum</i></p>    | <p>Palearktický druh; rozšířen v celé Evropě a východní Asii; v ČR jeden z nejhojnějších druhů</p>  | <p>Poměrně ekologicky nenáročný, se širokou škálou biotopů od mezofilních luk po rašeliniště a smrkové horské lesy; polyektický</p>   |
| <p>čmelák skalní<br/><i>Bombus lapidarius</i></p>  | <p>Rozšířen v celé Evropě; v ČR velmi hojný v nížinách i horách na otevřených slunných stanovištích</p>   | <p>Vyhledává teplá a suchá stanoviště; nejčastěji se nachází na skalních lesostepích, loukách a pastvinách; vyhýbá se velkým lesním komplexům; často synantropní; polyektický</p> |
| <p>čmelák rokytový<br/><i>Bombus hypnorum</i></p>  | <p>Palearktický druh zasahující i do orientální oblasti; v ČR místy hojný, v posledních desetiletích rozšířen do nížin, zvláště do městských parků a zahrad; navzdory patrnému mírnému ústupu stále poměrně hojný</p> | <p>Obývá lesy včetně horských smrčín, paseky a vlhké okolí řek a potoků; v blízkosti obcí a měst upřednostňuje vlhčí mikroklima v parcích a zahradách</p>                         |
| <p>čmelák úhorový<br/><i>Bombus ruderarius</i></p> | <p>Rozšířen ve střední a severní Evropě, mírném pásmu Asie, na jihu pouze v horách; z uvedených druhů v ČR nejméně hojný, vyskytuje se jen v teplých oblastech, v nižších a středních polohách</p>                    | <p>Obývá především otevřené biotopy; častý na suchých a teplých nížinných stanovištích, mezofilních loukách a okrajích lesů ve středních polohách</p>                             |

### 3 Metody chovu čmeláků

Myšlenka umělého chovu čmeláků se zrodila již před více jak 100 lety, následující první pokusy pak byly po dlouhou dobu zaměřeny výhradně na sezónní chov v malých úlcích ve volné přírodě. Narůstající zájem o čmeláky přinesl mnoho nových poznatků, které umožnily využívat je v zemědělství podobně jako včely medonosné (*A. mellifera*). Zásadní pokrok v chovu čmeláků nastal v 60. letech 20. století, kdy byl řízený chov přesunut do laboratoří. Po zvládnutí metody celoročního laboratorního chovu se začalo uvažovat o možnostech produkce čmeláků za komerčními účely, která byla zahájena v roce 1987 (Komzáková, 2010). Dnes se na celém světě vyprodukuje kolem milionu kolonií každý rok (Komzáková, 2010; Robin, 2016). Tato kapitola se věnuje zásadám chovu v laboratoři se zaměřením na čmeláka zemního (*B. terrestris*), chovu v terénu ve vlastních úlcích a kombinované metodě se začátkem v laboratoři a zakončením v přírodě.

#### 3.1 Chov v laboratoři

Životní cyklus v přírodě, popsáný v kapitole 2.1 (str. 11), se v laboratorních podmínkách příliš neliší, pouze není závislý na střídání ročních období a čmeláci nejsou nuceni hledat potravu, vhodné místo ke hnízdění, zimování atd. (Komzáková, 2010). Při zakládání laboratorního chovu, pokud nejsou k dispozici komerčně, lze matky odchytit ve volné přírodě, nejlépe v jarních měsících, kdy v předchozím roce vylíhnuté samičky vyhledávají vhodné hnízdiště. Odchycené matky jsou bezprostředně umístěny do chovných nádob v podobě průhledných plastových dóz o objemu asi půl litru, s větracími otvory a savou kartonovou podložkou na dně pro absorpci nečistot a udržení hygienického prostředí (Kriega kol., 2009; Komzáková, 2010). Samičky, které byly odchované v laboratoři a následně zazimované v chladničce při 4 °C, jsou po probuzení ponechány ve skupinách v dřevěných úlcích či jiných vyhovujících nádobách, s potravou a za pokojové teploty po dobu jednoho až dvou dnů. Poté jsou umístěny do chovných nádob stejně jako samičky odchycené v přírodě (Kriega kol., 2009).

Pro úspěšného odchování čmeláků je nutné v laboratoři udržovat co nejvíce konstantní teplotu v rozmezí 27–30 °C a relativní vlhkosti 70–80 %. Chovy se provádějí v zatemněných místnostech a při práci se používá pouze červené světlo, které čmeláci nevnímají, a zůstávají tak relativně v klidu (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009). Při krmení se jako náhrada nektaru



používá cukerný nebo medný roztok, jako bílkovinná potrava slouží tzv. rouskovaný pyl (zformovaný do malých kuliček při sběru do pylových košíčků) sebraný od včel medonosných (*A. mellifera*) (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009; Komzáková, 2010). Čmeláci obecně preferují pyl jívový, javorový, z ovocných stromů, jetelový a makový. Matkám konzumujícím dostatek kvalitního pylu se rychle rozvíjejí vaječníky a asi po šesti dnech jsou rozděleny po jedné do chovných nádob, připraveny založit hnízdo (Ptáček, 2008). Tak nastává nejkritičtější fáze laboratorního chovu – období od vytvoření první voskové buňky a naklazení vajíček matkou až po vylíhnutí prvních dělnic (Komzáková, 2010). K podpoření samičky ke stavbě buněk a kladení vajíček se osvědčila sociální stimulace přidáním dvou až tří dělnic včely medonosné (*A. mellifera*) do chovné nádoby (viz Obrázek 5). Matka chystající se klást vajíčka produkuje feromon, který je pravděpodobně strukturálně podobný některému včelímu feromonu, a činí ji tak pro dělnice velice atraktivní. Ty se pak matky dotýkají jazýčky a tykadly, čímž ji stimulují k plodování (Ptáček a kol., 2000, citováno podle Ptáčka, 2008).



Obrázek 5: Matka čmeláka zemního (*B. terrestris*) s dělnicemi včely medonosné (*A. mellifera*) (© Vladimír Ptáček)

Metoda s přidáním včel je poměrně efektivní, asi 70 % čmeláčích matek začne v laboratoři plodovat. Poté je vhodné včelí dělnice z nádoby odebrat. Tento postup se uplatňuje, pokud nejsou k dispozici žádná souběžně chovaná hnízda čmeláka zemního

(*B. terrestris*) v pokročilejším stadiu vývoje. Je-li taková kolonie k dispozici, je možné matku k hnízdění podnítit přidáním kokonů z jiného hnízda, přidáním cizí čmeláčí dělnice, která je však po vylíhnutí vlastních dělnic z hnízda odebrána (Ptáček, 2008), nebo umístěním dvou matek do jedné chovné nádoby. Avšak je třeba obě samičky oddělit mřížkou, neboť dominantnější plodující matka by mohla svou družku usmrtit (Ptáček kol., 2000, citováno podle Ptáčka, 2008; Komzáková, 2010). V praxi se výše uvedené postupy dle potřeby kombinují (Ptáček, 2008).

Soliterní fáze života matky, než se vylíhnou první generace dělnic, trvá v laboratorních podmínkách zhruba měsíc (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009). S dělnicemi je výživa plodu již jednodušší, poněvadž dokážou přijímat a zpracovat pyl horší kvality. Larvy jsou dělnicemi krmeny individuálně skrz otvor v plodové buňce, což je chování typické pro tzv. skladovače pylu (*pollen storers*). Po vylíhnutí první generace dělnic je kolonie přemístěna z malých chovných nádob do dřevěného úlu, v němž může být ponechána v laboratoři k dalšímu rozvoji, nebo přenesena pro opylování do terénu. Před umístěním úlu ve volné přírodě je však nutné jej opatřit tepelnou izolací, aby nedošlo k podchlazení larev při poklesu venkovní teploty (Kriega kol., 2009; Komzáková, 2010).

Získání další generace matek je podmínkou úspěšného laboratorního chovu, nezávislého na přírodních zdrojích (Ptáček, 2008). Nové líhnoucí se matky jsou z hnízda odebrány a spolu se samci z nepříbuzných kolonií jsou umístěny do boxů se síťovinou (viz Obrázek 6) nebo do akvárií, kde se páří (Komzáková, 2010). Pro tuto fázi chovu již není třeba zajišťovat speciální podmínky, probíhá standardně za pokojové teploty a denního světla (Kriega kol., 2009). Vzájemné páření příbuzných samic a samců není žádoucí, protože z poloviny vajíček, z nichž by se za normálních okolností líhnuly dělnice, se vylíhnou samečci, což vede k produkci pouze polovičního množství dělnic a méně početné kolonii. Navíc u potomků příbuzensky zplozených samečků je pozorována snížená životaschopnost. Po kopulaci jsou matky ponechány několik dní v dózách s potravou a v teple, aby si vytvořily zásoby na přezimování a následné období shánění potravy před založením hnízda (Komzáková, 2010). Oplozené a dostatečně vykrmené samičky se typicky uchylují do kouta hnízda a chovají se letargicky, díky čemuž mohou být snadno odchyceny, uzavřeny do nádob s větracími otvory a umístěny na několik měsíců do chladničky s teplotou ideálně 4 °C (Kriega kol., 2009;

Komzáková, 2010). Takto uměle navozená hibernace je důležitá pro pozdější aktivaci vaječníků a plodování samičky. Je možné ji nahradit krátkodobou narkózou pomocí oxidu uhličitého, dochází však k dřívějšímu úhynu matky (Komzáková, 2010).



Obrázek 6: Box pro oplozování laboratorně odchovaných matek (© Christopher Moffat)

### 3.2 Chov v terénu

Chov čmeláků ve volné přírodě je oproti laboratornímu chovu méně náročný na potřebné vybavení, což jej činí dostupnějším větší skupině zájemců. Má však také svá specifická úskalí. Nejchoulostivějším momentem celého chovu je odchycení a udržení matky v úlku, tzv. čmelínu, aby tam následně založila hnízdo (Kriega kol., 2009). Čmelín (viz Obrázek 7 a 8) má obvykle podobu tepelně zaizolované dřevěné budky s výletovým otvorem, větracími otvory, vystýlkou (piliny, mech, přírodní bavlna apod.) a krmítkem (např. víčko od PET láhve) s cukerným roztokem (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009; Kuklík, 2020). Proti zabránění průniku mravenců a plžů do úlku je účinné, když nohy čmelínového podstavce stojí v miskách po okraj naplněných (Kriega kol., 2009; Kuklík, 2020).

Prvním předpokladem usídlení je nalezení vhodné samičky. Nejvíce příležitostí se obvykle nabízí v brzkých jarních měsících, kdy matky pár dní po opuštění svého zimoviště a doplnění sil začínají hledat místo pro založení hnízda (Evans a kol., 2007; Kuklík, 2020). Avšak v úlku se může usadit i samička, která se ještě nezačala rozhlížet po budoucím



hnízdišti a teprve se věnuje shánění potravy. K takovému chování většinou dochází u časných druhů čmeláků (např. čmelák hájový - *B. lucorum*, čmelák zemní – *B. terrestris*), které se probouzejí již na přelomu února a března (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013; Kuklík, 2020). Je ale nutné počítat s tím, že takto k hnízdění podnícená matka se do úlku může definitivně vrátit až za několik dnů (Kuklík, 2020).



Obrázek 7: Čmelín na venkovním stanovišti (foto vlastní)



Obrázek 8: Vnitřek čmelínu vybavený surovou bavlnou, ventilační mřížkou a krmítkem s medem (foto vlastní)

Čmeláka v letu lze chytat do sítky na hmyz, pokud setrvává v klidu, je snadné ho lapit do zavařovací sklenice, krabičky od zápalek nebo šetrně přímo do dlaně, nebojíme-li se žihadla či kousnutí (Evansa kol., 2007; Kuklík, 2020). Následné přepravení do čmelínu probíhá nejnázem při umístění samičky do krabičky od zápalek, která je poté přiložena k otvoru úlku tak, aby po jejím otevření neměla matka příliš prostoru pro manévrování a musela se přesunout dovnitř úlku. Setrvá-li ve čmelínu přibližně deset minut, šance na přijetí nabízeného hnízdiště je poměrně vysoká. To však neznamená, že matka, která čmelín opustila po pouhých pěti minutách, není s potenciálním hnízdištěm spokojena a nevrátí se. Ani setrvání samičky v úlku hodinu a déle není zárukou úspěšného zahnízdění (Kuklík, 2020).

Mnohem směrodatnější je chování čmeláka po prvním opuštění úlku. Jestliže bez otálení odletí pryč, s největší pravděpodobností se už nevrátí. Obrátí-li se k výletovému otvoru a aspoň krátce si jej prohlédne, nelze vyloučit, že o nabídnuté hnízdiště projeví zájem později. Nejvyšší šanci k zahnízdění samičky máme, pokud se do úlku vrátí bezprostředně po jeho opuštění nebo si podrobně prohlídne výletový otvor, přední stěnu čmelínu a jeho okolí. Při opětovných snahách o osídlení téhož úlku by mělo mezi jednotlivými pokusy uplynout vždy několik dnů, přičemž je nejprve nutné ověřit, zda nabídku hnízdiště přece jen některá samička nepřijala. Jinak by mohlo dojít k opuštění čerstvě založeného hnízda či konfliktu obou matek. V každém případě by počínající kolonie byla odsouzena k zániku (Kuklík, 2020).

Po celou dobu solitérní fáze by měla matka mít k dispozici krmítko s cukerným roztokem (Kuklík, 2020). Příkrmovat je také možné rouskovaným pylem od včel medonosných (*A. mellifera*) stejně jako při chovu v laboratoři (Evansa kol., 2007; Ptáček, 2008). Matky si poměrně rychle zvyknou na příkrmování cukrem a přizpůsobují tomu své lety za potravou. Umělé příkrmování by ideálně mělo trvat až do vylíhnutí první generace dělnic, při nepříznivém počasí a špatné vitalitě hnízda i déle (Kuklík, 2020). Oproti laboratorním chovům jsou čmeláci chovaní v terénu více vystaveni riziku napadení různými nemocemi a škůdci (Ptáček, 2008; Kriega kol., 2009; Kuklík, 2020). Poměrně častým nevídaným hostem ve čmeláčích hnízdech je zavíječ cizopasný (*Aphomia sociella*), též nazývaný zavíječ čmeláčů. Jeho oplozená samička po proniknutí do hnízda naklade vajíčka, načez

vylíhnuté housenky konzumují potravní zásoby i plod, až hnízdo v relativně krátkém čase zcela zničí (Kriega kol., 2009). Za předpokladu včasného odhalení napadení hnízda zavíječem je však jeho záchrana možná. Nejefektivnější metodou je ošetření čmelínu postřikovým koncentrátem na ochranu ovocných stromů proti obaleči jablečnému a příbuzným druhům, jenž obsahuje bakterii *Bacillus thuringiensis*, která je přirozeným nepřitelem housenek škodlivých druhů motýlů, včetně zavíječů, avšak na užitečný hmyz zpravidla nemá vliv. Při preventivní ochraně je doporučeno postřik aplikovat s vylíhnutím prvním dělnic a následně znovu po uplynutí dvou měsíců (Kuklík, 2020).

### 3.3 Kombinovaná metoda

Máme-li k dispozici základní vybavení a vhodné podmínky k laboratornímu i venkovnímu chovu, je možné obě metody úspěšně skloubit. Ve volné přírodě odchycené samičky jsou umístěny do chovných nádob a po celou dobu solitérní fáze života jsou udržovány v místnosti s nejlépe konstantní teplotou okolo 30 °C a vysokou vlhkostí. V okamžiku vylíhnutí prvních dělnic je kolonie přesunuta do úlku, který je umístěn na vyhovující venkovní stanoviště (Kriega kol., 2009). Ptáček (2008) využíval kombinované metody pro odchov i jiných druhů čmeláků než nejběžněji chovaného čmeláka zemního (*B. terrestris*). Velký úspěch zaznamenal s koloniemi čmeláka rolního (*B. pascuorum*), který u nás patří k nejhojnějším druhům, čítajícími až několik desítek mladých matek. Oproti chovu čmeláka zemního je zde však několik rozdílů. Matky čmeláka rolního nebývají vůči sobě tolik agresivní, a lze je tedy umístit do chovných buněk společně, což vede k lepším výsledkům při zahájení plodování. Čmeláci rolní navíc patří do skupiny stavitelů kapes (*pocket makers*), a protože matka nedokáže pylem z krmítka larvičky živit, je nutno kuličky rouskovaného pylu pinzetou přechovat přímo do voskových kapes přilepených k plodovým buňkám (Ptáček, 2008; Komzáková, 2010). S narůstajícím počtem larev se tento manuální způsob krmení stává poměrně náročným, a proto není čmelák rolní, na rozdíl od čmeláka zemního, tak vhodný pro výhradně laboratorní chov. Po umístění úlku do terénu se dělnice dokážou o přísun potravy již postarat samy, avšak nevýhodou je závislost chovu na ročním období (Komzáková, 2010). Kombinovaný odchov se dále zdařil také u čmeláka lesního (*B. sylvarum*), úhorového (*B. ruderarius*) a zahradního (*B. hortorum*) (Ptáček, 2008).

## 4 Význam čmeláků jako opylovačů a jejich využití

Nejvýznamnější úlohou v životě čmeláčích dělnic je bezpochyby shánění potravy a krmení potomstva. Každý den neúnavně sbírají květní nektar, který v podobě medu slouží jako zdroj energie, a pyl bohatý na bílkoviny, jež jsou klíčové pro růst a vývoj larev a tvorbu dalších matčinych vajíček. Tato potravní specializace čmeláků má však velký význam i pro člověka (Žďárek, 2013). Přestože ve všeobecném povědomí jsou za nejvýznamnější opylovače a hospodářsky nejpřínosnější hmyz považovány včely medonosné (*A. mellifera*), čmeláci jsou v mnoha případech nenahraditelnými opylovači široké škály kulturních i divoce rostoucích rostlin (Kriega kol., 2009). Bez činnosti čmeláčích dělnic by nedocházelo k opylení spousty kvetoucích rostlin, především pak těch s trubkovitými květy (např. jetel luční, slunečnice roční), které jiní opylovači vůbec nenavštěvují nebo je nedokážou opylovat efektivně, protože nemají dostatečně dlouhý jazýček pro dosažení medníků s nektarem. Také za nepříznivých podmínek – nízkých teplot, nedostatku slunečního světla a silného větru – kdy včely nejsou schopny létat, čmeláci nezhálejí. Význam opylovací činnosti čmeláků je z hlediska zachování krajiny ohromný, ale těžko vyčíslitelný (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). Spolu se včelami se podílí na opylování nejméně třetiny všech potravinářky významných plodin (McGregor, 1976) a také na nich závisí rozmnožování dalších tisíců rostlin, které slouží jako potrava pro spoustu volně žijících i domácích zvířat (Žďárek, 2013). Čmeláci zachraňují situaci i v případě, kdy dochází k plošnému úbytku včelstev. Ocitne-li se krajina dočasně bez včel medonosných (*A. mellifera*), nezůstane zcela bez opylovačů právě díky přítomnosti čmeláků a samotářských včel. V kritickém případě je možné do takto zasažené krajiny přesunout již založené čmeláčí hnízdo (Kriega kol., 2009).

Jak již bylo zmíněno v kapitole 2.4 Výskyt a naše nejhojnější druhy (str. 26), první známé případy umělého vysazení čmeláků v krajině pocházejí z druhé poloviny 18. století v Anglii a na Novém Zélandu, kde jejich introdukce vyřešila problém s neschopností tamního hmyzu opylovat jetel (May, 1959; Žďárek, 2013). Avšak uměle chované kolonie jsou v dnešní době využívány pro zvyšování úrody důležitých plodin i v mnoha dalších zemích. Čmeláci se osvědčili zejména jako opylovači ve sklenicích specializovaných na pěstování rajčat, a nahradili tak pracné ruční opylování elektrickými vibrátory (Banda & Paxton,

1991). Výhoda čmeláků nespočívá jen v technice sběru pylu sonikací (viz 2.3 Vztah k rostlinám a strategie opylování, str. 23), ale také v lepší snášenlivosti izolovaných prostor. Na rozdíl od včel medonosných (*A. mellifera*) po umístění hnízda ve skleníku netrpí stresem z uzavřeného prostoru a pracují za nižších teplot i v jakoukoli denní dobu bez ohledu na množství slunečního světla (Kriega kol., 2009). Dvě až tři plně rozvinuté kolonie čmeláků zemního (*B. terrestris*) se dokážou postarat o opylení jednoho hektaru rostlin skleníkových rajčat, přičemž zvyšují i kvalitu získávaných plodů (Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). Specializovaná pracoviště, jako jsou genové banky, používají včely i čmeláky pro opylování různých druhů zeleniny, aromatických a kořenových rostlin, a získávají tak velice kvalitní osivo (Kriega kol., 2009).

Opylování pomocí odchovaných čmeláků je dnes standardní metoda při pěstování nejen skleníkových rajčat, ale také baklažánů, paprik a okurek v celé Evropě a není tomu tak dávno, co byla zavedena například v severní Africe, Koreji nebo Tasmánii (Žďárek, 2013). I v České republice je tato metoda už přes 30 let úspěšně praktikována (Ptáček, 2008). Čmeláci se jako výjimečně zdatní a houževnatí opylovači stali globálně žádaným zbožím, kupříkladu nizozemská firma Koppert exportuje každý rok asi 100 tisíc umělých čmeláčích kolonií do celého světa (Žďárek, 2013). Naším nejvýznamnějším komerčním chovatelem je firma Zemědělský výzkum Troubsko specializující se na chov a prodej čmeláka zemního (*B. terrestris*) výhradně českého původu (Český čmelák, 2024).



Obrázek 9: Čmelín umístěný v rajčatovém skleníku (© Koppert)



## 4.1 Příčiny a důsledky úbytku čmeláků v krajině

V posledních desetiletích čmeláci postupně mizí z volné přírody i kulturní krajiny, zejména v Evropě a Severní Americe. Za hlavní příčinu je považována zemědělská velkovýroba a s ní související snižování diverzity krajiny. Přechodem k monokulturám a velkým osetým zemědělským plochám přichází čmeláci o potravní zdroje, přílišná kultivace krajiny zase snižuje možnosti zakládání hnízd a zimování čmeláčích matek. Chemické hubení plevelů znemožňuje čmelákům pást se na planých rostlinách, když kulturní plodiny zrovna nekvětou, a zvláště v jarních měsících dochází k jejich zvýšenému úhynu v souvislosti s nevhodným používáním pesticidů např. na řepce (Pavelka & Smetana, 2003; Žďárek, 2013). Chemikálie se mohou koncentrovat v nektaru, v důsledku čehož dochází k otravě plodu v hníždě poté, co je takovým nektarem nakrmen (Goulson a kol., 2008). Odvádění vody z krajiny a dusíkaté hnojení způsobuje pokles druhové rozmanitosti lučních porostů, z nichž se stávají pro opylovače nevhodné travnaté monokultury (Pavelka & Smetana, 2003; Žďárek, 2013). Početnost jedinců téhož druhu a druhová rozmanitost jsou přímo úměrné diverzitě kvetoucích rostlin (Westrich, 1996).

Čmeláci na rozdíl od včel medonosných (*A. mellifera*) nejsou schopni ve velkém vyrábět med a sbírat větší množství pylu do zásoby, proto úspěšnost kolonie závisí na stálém výskytu kvetoucích rostlin po celou sezónu. Zejména na jaře kvetoucí rostliny jsou klíčové pro přežití čerstvě založených kolonií, ve kterých se zatím nevylíhly žádné dělnice a matka je na obstarání veškeré potravy sama (Žďárek, 2013). I méně rozlehlé neobdělávané plochy, jako jsou např. nesečené krajnice a příkopy cest či rumišť a břehy vodních toků, uživí mnohem více čmeláků než kultivované monokulturní lány s rychle odkvétajícími rostlinami (Goulsona kol., 2008).

Nemalý problém pro čmeláčí populace představuje také introdukce nepůvodních druhů, ke které začalo docházet v souvislosti s rozvojem komerčních chovů čmeláků a jejich export do celého světa bez ohledu na původní druhy. U nás se jedná o dovoz čmeláka zemního (*B. terrestris*) z Kanárských ostrovů, Belgie, Holandska nebo Japonska (Pavelka & Smetana, 2003). Introdukce nepůvodních čmeláků s sebou nese nezanedbatelná rizika. Původní opylovači jsou utlačováni čmeláky, kteří jim odčerpávají potravu a zabírají vhodná místa pro hnízdění. V důsledku nahrazení přirozených opylovačů uměle vysazenými čmeláky

dochází u původních druhů rostlin ke snížení produkce semen, a naopak ke zvýšené tvorbě semen u nežádoucích rostlin (plevelu), kterým čmeláci technika opylování sonikací umožňuje se efektivněji rozmnožovat. Dalším nežádoucím vedlejším efektem je zavlečení a přenos parazitů na místní druhy čmeláků a jiných opylovačů, v neposlední řadě pak snížená životaschopnost původních čmeláků způsobená vzájemných křížením s nepůvodními druhy (Pavelka & Smetana, 2003).

Úbytek čmeláků může mít závažné důsledky na ostatní fauna a flóry, tj. na celý ekosystém, jehož jsou součástí, neboť řada rostlin je do značné míry či výhradně závislá na čmelácích jako opylovačích, někdy dokonce na konkrétním druhu (Corbet a kol., 1991; Kriega kol., 2009; Hroudáa kol., 2019). Snížení počtu čmeláků povede k úbytku semen takové rostliny, a tedy k snížení celé její populace, zejména je-li zasažena stejnou nešetrnou agrotechnikou jako populace hmyzu, což ovlivní i všechny živočichy na dané rostlině potravně závislé. Tato hrozba se vztahuje i na člověka, poněvadž čmeláci jsou významnými opylovači rostlin, jejichž plody jsou běžnou součástí našeho jídelníčku, např. okurky a melouny, rajčata, papriky a baklažány nebo jahody, maliny a borůvky (Marinelli, 2000; Žďárek, 2013).

V České republice jsou čmeláci chráněni vyhláškou 395/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny, která klasifikuje rod *Bombus* a veškeré v něm zahrnuté druhy jako ohrožené (Pavelka & Smetana, 2003). Opatření, které by mohly stabilizovat stavy čmeláků ve volné přírodě a podpořit jejich populace, je vícero. V ideálním případě by farmáři měli ponechávat v krajině dostatek neobdělávaných ploch, přizpůsobit plán setby tak, aby pole rozkvétala postupně a čmeláci nepřišli o veškeré potravní zdroje najednou, v neposlední řadě pak ponechat travnaté plochy před jejich posečením odkvést (Pavelka & Smetana, 2003; Kriega kol., 2009; Žďárek, 2013). Rovněž by se při zakládání luk měla vysévat jiná skladba směsí, které jsou momentálně zejména u dočasných luk tvořeny hlavně cenově výhodnými vysokoprodukčními travinami s nízkým podílem jetelovin. Dalším důležitým krokem ke zlepšení ochrany opylovačů je správné ošetřování zemědělských plodin chemickými prostředky – používání pouze povolených a k opylovačům šetrných pesticidů (Kriega kol., 2009). Zemědělci také mohou cíleně podporovat populace žádoucích druhů čmeláků. Hojný evropský čmelák zemní (*B. terrestris*) nebo hájový (*B. lucorum*) se kvůli svému relativně

krátkému jazýčku nehodí na opylování bobů, nicméně tento nedostatek obchází tak, že květ ze strany prokousne a nektar vysaje, aniž by došlo k oplození květu. Naproti tomu čmelák polní (*B. pascuorum*) či zahradní (*B. hortorum*) jsou se svými dlouhými jazýčky velmi dobrými opylovači bobů. Proto se zemědělcům při pěstování této luštěniny vyplatí vysévat po kraji pole pásy bylin s dlouhými trubkovitými květy (např. jetel luční, hluchavka bílá), které jsou atraktivní pouze pro druhy s dlouhými jazýčky. V okolí se pak budou vyskytovat pouze dělnice žádaných druhů, které nebudou mít při shánění potravy nevíтанou konkurenci, a navíc zajistí i dobrou úrodu (Fussell & Corbet, 1992; Žďárek, 2013).

## **Závěr**

Přestože čmeláci nejsou nejvyspělejším eusociálním hmyzem, na základě v této práci sebraných informací o jejich způsobu života, sociálním chování a schopnosti určité formy vzájemné komunikace nelze pochybovat, že se jedná o poměrně sociálně vyspělé živočichy. Každé čmeláčí společenstvo má svou matku, jejímž hlavním úkolem je založení hnízda a plození potomstva, o které od určité fáze života kolonie pečují především její dcery – dělnice. Údělem samců je předání své genetické informace nepříbuzné samičce, aby se v dalším roce mohl celý cyklus opakovat. Všechny tyto kasty jsou pro chod a zachování společenstva životně důležité, avšak jsou to právě dělnice, které mají největší podíl na opylování rostlin, což je hlavním přínosem čmeláků pro krajinu i člověka. Při sběru potravy se řídí různými vjemy, které jim poskytují informace o rostlinách, a nestále se učí, díky čemuž jsou jako opylovači velice efektivní. Populace čmeláků a druhová rozmanitost se však pozvolna, ale neúprosně snižují. Bez jejich přítomnosti by vyhynula řada druhů divoce rostoucích i kulturních rostlin, na nichž jsme v mnohých případech my jako lidé závislí. Je tedy v našem zájmu, abychom čmeláky nechovali jen pro komerční účely, kde je jejich přínos zcela evidentní, ale zaměřili jsme se i na zdánlivě nevýnosné chovy za účelem umělého vysazení a podpory výskytu původních druhů čmeláků v krajině. Avšak sebevětší podpora chovů čmelákům nepomůže, pokud nejsou splněny jejich podmínky k životu v podobě vhodných lokalit s dlouhodobým dostatkem potravy. Proto je důležité zabývat se čmeláky z hlediska jejich ekologických nároků, potravních preferencí a strategií apod., aby naše snahy o zlepšení situace měly kýžený výsledek.

## Seznam použitých informačních zdrojů

- Alaux, C., Savarit, F., Jaisson, P., & Hefetz, A. (2004). Does the queen win it all? Queen–worker conflict over male production in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Naturwissenschaften*, **91**, 400–403.
- Alford, D. V. (1975). *Bumblebees*. Davis-Poynter.
- Amsalem, E., Twele, R., Francke, W., & Hefetz, A. (2009). Reproductive competition in the bumble-bee *Bombus terrestris*: do workers advertise sterility? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**(1660), 1295–1304.
- Bailey, L. (1954). The respiratory currents in the tracheal system of the adult honey-bee. *Journal of Experimental Biology*, **31**(4), 589–593.
- Banda, H. J., & Paxton, R. J. (1991). Pollination of greenhouse tomatoes by bees. *Acta Hort.* 288, 194–198.
- Barth, F. G. (1985). *Insects and Flowers: The Biology of a Partnership*. Allen & Unwin.
- Bergstrom, G., Svensson, B. G., Appelgren, M., & Groth, I. (1981). Complexity of bumble bee marking pheromones; biochemical, ecological and systematical interpretations. *Systematics Association*, **19**, 175–183.
- Bloch, G., & Hefetz, A. (1999). Regulation of reproduction by dominant workers in bumblebee (*Bombus terrestris*) queenright colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **45**, 125–135.
- Bourke, A. F. G. (1994). Worker matricide in social bees and wasps. *Journal of Theoretical Biology*, **167**(3), 283–292.
- Cahlíková, L., Hovorka, O., Ptáček, V., & Valterová, I. (2004). Exocrine gland secretions of virgin queens of five bumblebee species (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Zeitschrift für Naturforschung C*, **59**(7–8), 582–589.
- Cartar, R. V. (1992). Adjustment of foraging effort and task switching in energy-manipulated wild bumblebee colonies. *Animal Behaviour*, **44**(1), 75–87.

- Corbet, S. A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A., & Smith, K. (1993). Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology*, **18**(1), 17–30.
- Corbet, S. A., Williams, I. H., & Osborne, J. L. (1991). Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European Community. *Bee World*, **72**(2), 47–59.
- Corbet, S. A., Willmer, P. G., Beament, J. W. L., Unwin, D. M., & Prŷs-Jones, O. E. (1979). Post-secretory determinants of sugar concentration in nectar. *Plant, Cell & Environment*, **2**(4), 293–308.
- Cresswell, J. E., & Robertson, A. W. (1994). Discrimination by pollen-collecting bumblebees among differentially rewarding flowers of an alpine wildflower, *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae). *Oikos*, 304–308.
- Český čmelák. (2024). Výzkumný ústav pícninářský a Zemědělský výzkum. Citováno 04.04.2024 z <http://www.ceskycmelak.cz/>
- Dornhaus, A., & Cameron, S. (2003). A scientific note on food alert in *Bombus transversalis*. *Apidologie*, **34**(1), 87–88.
- Dornhaus, A., & Chittka, L. (1999). Evolutionary origins of bee dances. *Nature*, **401**(6748), 38–38.
- Dornhaus, A., & Chittka, L. (2001). Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 570–576.
- Dornhaus, A., & Chittka, L. (2005). Bumble bees (*Bombus terrestris*) store both food and information in honeypots. *Behavioral Ecology*, **16**(3), 661–666.
- Duchateau, M. J., & Velthuis, H. H. W. (1988). Development and reproductive strategies in *Bombus terrestris* colonies. *Behaviour*, **107**(3–4), 186–207.
- Dukas, R., & Real, L. A. (1991). Learning foraging tasks by bees: a comparison between social and solitary species. *Animal Behaviour*, **42**(2), 269–276.
- Dyer, A. G., Whitney, H. M., Arnold, S. E. J., Glover, B. J., & Chittka, L. (2006). Bees associate warmth with floral colour. *Nature*, **442**(7102), 525–525.

- Evans, E., Burns, I., & Spivak, M. (2007). *Befriending bumble Bees: A practical guide to raising local bumble bees*. University of Minnesota Extension Service.
- Foster, D. J., & Cartar, R. V. (2011). What causes wing wear in foraging bumble bees? *Journal of Experimental Biology*, **214**(11), 1896–1901.
- Foster, J. J., Sharkey, C. R., Gaworska, A. V., Roberts, N. W., Whitney, H. M., & Partridge, J. C. (2014). Bumblebees learn polarization patterns. *Current Biology*, **24**(12), 1415–1420.
- Foster, R. L., Brunskill, A., Verdirame, D., & O'Donnell, S. (2004). Reproductive physiology, dominance interactions, and division of labour among bumble bee workers. *Physiological Entomology*, **29**(4), 327–334.
- Free, J. B. (1958). The defence of bumblebee colonies. *Behaviour*, **12**(3), 233–242.
- Free, J. B., Weinberg, I., & Whiten, A. (1969). The egg-eating behaviour of *Bombus lapidarius* L. *Behaviour*, **35**(3–4), 313–317.
- Frisch, K. v. (1993). *The dance language and orientation of bees*. Harvard University Press.
- Fussell, M., & Corbet, S. A. (1992). The nesting places of some British bumble bees. *Journal of Apicultural Research*, **31**(1), 32–41.
- Gegeer, R. J., & Lavery, T. M. (2004). Effect of a colour dimorphism on the flower constancy of honey bees and bumble bees. *Canadian Journal of Zoology*, **82**(4), 587–593.
- Ghisbain, G., Thiery, W., Massonnet, F., Erazo, D., Rasmont, P., Michez, D., & Dellicour, S. (2023). Projected decline in European bumblebee populations in the twenty-first century. *Nature*, **628**, 337–341.
- Giurfa, M., Eichmann, B., & Menzel, R. (1996). Symmetry perception in insects. *Nature*, **382**, 458–461.
- Goulson, D. (2010). *Bumblebees: Behaviour, Ecology, and Conservation* (2. ed.). Oxford University Press.
- Goulson, D., Hughes, W., Derwent, L., & Stout, J. (2002). Colony growth of the bumblebee, *Bombus terrestris*, in improved and conventional agricultural and suburban habitats. *Oecologia*, **130**, 267–273.

- Goulson, D., Lye, G. C., & Darvill, B. (2008). Decline and conservation of bumble bees. *Annu. Rev. Entomol.*, **53**, 191–208.
- Goulson, D., Stout, J. C., Langley, J., & Hughes, W. O. (2000). Identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. *Journal of Chemical Ecology*, **26**, 2897–2911.
- Haydak, M. H. (1943). Larval food and development of castes in the honeybee. *Journal of Economic Entomology*, **36**(5), 778–792.
- Hrouda, L., Janovský, Z., Štenc, J., Ponert, J., & Němcová, L. (2019). *Intimní život rostlin*. Praha, Botanická zahrada Praha.
- Chittka, L., Gumbert, A., & Kunze, J. (1997). Foraging dynamics of bumble bees: Correlates of movements within and between plant species. *Behavioral Ecology - BEHAV ECOL*, **8**, 239–249.
- Keasar, T., Motro, U., & Shmida, A. (2013). Temporal reward variability promotes sampling of a new flower type by bumblebees. *Animal Behaviour*, **86**(4), 747–753.
- Keasar, T., Motro, U. Z. I., Shur, Y., & Shmida, A. V. I. (1996). Overnight memory retention of foraging skills by bumblebees is imperfect. *Animal Behaviour*, **52**(1), 95–104.
- Kerr, W. E. (1969). Some aspects of the evolution of social bees (Apidae). *Evolutionary Biology*, **3**, 119–175.
- Komzáková, O. (2010). Laboratorní chov čmeláků a jeho význam. *Živa*(1), 27–29.
- Kosior, A., Celary, W., Olejniczak, P., Fijał, J., Król, W., Solarz, W., & Płonka, P. (2007). The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. *Oryx*, **41**(1), 79–88.
- Krieg, P., Hofbauer, J., & Komzáková, O. (2009). *Čmeláci a jejich podpora v zemědělské krajině*. Výzkumný ústav včelařský Dol.
- Kuklík, F. (2020). *Moji čmeláci: Průvodce světem čmeláků od českého chovatele* (1. ed.). Euromedia Group.
- Kunin, W. (1993). Sex and the Single Mustard: Population Density and Pollinator Behavior Effects on Seed-Set. *Ecology*, **74**(7), 2145–2160.



- Macek, J., Straka, J., Bogush, P., Dvořák, L., Bezděčka, P., & Tyrner, P. (2017). *Blanokřídlí České republiky I. Žahadloví* (2. ed.). Academia.
- Marinelli, J. (2000). *Bumble Bees – The Essential, Indefatigable Pollinators*. Brooklyn Botanic Garden. Citováno 04.04.2024 z [https://www.bbg.org/article/bumblebees\\_the\\_essential\\_indefatigable\\_pollinators](https://www.bbg.org/article/bumblebees_the_essential_indefatigable_pollinators)
- May, J. (1959). *Čmeláci v ČSR, jejich bionomie, chov a hospodářský význam* (1. ed.). Státní zemědělské nakladatelství.
- McGregor, S. E. (1976). *Insect pollination of cultivated crop plants*. Agricultural Research Service, US Department of Agriculture.
- Møller, A. P. (1995). Bumblebee preference for symmetrical flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **92**(6), 2288–2292.
- O'Donnell, S., Reichardt, M., & Foster, R. (2000). Individual and colony factors in bumble bee division of labor (*Bombus bifarius nearcticus* Handl; Hymenoptera, Apidae). *Insectes Sociaux*, **47**, 164–170.
- Oster, G. F., & Wilson, E. O. (1978). *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press.
- Pavelka, M., & Smetana, V. (2003). *Čmeláci* (1. ed.). Český svaz ochránců přírody.
- Pelletier, L., & McNeil, J. N. (2004). Do bumblebees always forage as much as they could? *Insectes Sociaux*, **51**, 271–274.
- Pendrel, B., & Plowright, R. (1981). Larval feeding by adult bumble bee workers (Hymenoptera: Apidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **8**, 71–76.
- Pereboom, J. (2000). The composition of larval food and the significance of exocrine secretions in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Insectes Sociaux*, **47**, 11–20.
- Pereboom, J., Velthuis, H., & Duchateau, M. (2003). The organisation of larval feeding in bumblebees (Hymenoptera, Apidae) and its significance to caste differentiation. *Insectes Sociaux*, **50**, 127–133.

- Plowright, C. M. S., & Silverman, A. (2000). Nectar and pollen foraging by bumble bees (Hymenoptera: Apidae): choice and tradeoffs. *The Canadian Entomologist*, **132**(5), 677–679.
- Pritchard, D. J., & Vallejo-Marín, M. (2020). Buzz pollination. *Current Biology*, **30**(15), 858–860.
- Přidal, A. (2004). Checklist of the bees in the Czech Republic and Slovakia with comments on their distribution and taxonomy. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis*, **52**(1), 29–65.
- Ptáček, V. (2008). *Chov čmeláků v laboratoři* (1. ed.). Tribun EU.
- Ptáček, V., Borovec, R., & Pernová, E. (2000). The two-queen cascade method as an alternative technique for starting bumble bee [*Bombus*, Hymenoptera, Apidae] colonies in laboratory conditions: a preliminary study. *Pszczelnicze Zeszyty Naukowe*, **44**(2), 305–309.
- Raine, N. E., & Chittka, L. (2007a). Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomologia Generalis*, **29**, 179–199.
- Raine, N. E., & Chittka, L. (2007b). Pollen foraging: learning a complex motor skill by bumblebees (*Bombus terrestris*). *Naturwissenschaften*, **94**, 459–464.
- Ribeiro, M. (1994). Growth in bumble bee larvae: relation between development time, mass, and amount of pollen ingested. *Canadian Journal of Zoology*, **72**(11), 1978–1985.
- Robin, E. O. (2016). Rearing Bumble Bees for Research and Profit: Practical and Ethical Considerations. In C. Emerson Dechechi (Ed.), *Beekeeping and Bee Conservation* (pp. Ch. 9). IntechOpen.
- Röseler, P.-F., Röseler, I., & Van Honk, C. (1981). Evidence for inhibition of corpora allata activity in workers of *Bombus terrestris* by a pheromone from the queen's mandibular glands. *Experientia*, **37**(4), 348–351.
- Ryba, Š., Votavová, A., & Komzáková, O. (2018). *Čmeláci* (1. ed.). Středisko společných činností AV ČR, v.v.i., pro Kancelář Akademie věd ČR; Akademie věd České republiky.

- Sladen, F. W. L. (1989). *The Humble-bee: Its Life-history and how to Domesticate it: with Descriptions of All the British Species of Bombus and Psithyrus: Including The Humble Bee, 1892*. Logaston Press.
- Stanghellini, M. S., Ambrose, J. T., & Schultheis, J. R. (1998). Seed Production in Watermelon: A Comparison between Two Commercially Available Pollinators. *Hortscience*, **33**, 28–30.
- Stout, J. C., & Goulson, D. (2001). The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Animal Behaviour*, **62**(1), 183–189.
- Thomson, J. D., & Goodell, K. (2001). Pollen removal and deposition by honeybee and bumblebee visitors to apple and almond flowers. *Journal of Applied Ecology*, **38**(5), 1032–1044.
- Valterová, I., Martinet, B., Michez, D., Rasmont, P., & Braseró, N. (2019). Sexual attraction: a review of bumblebee male pheromones. *Zeitschrift für Naturforschung C*, **74**(9–10), 233–250.
- Van Doorn, A., & Heringa, J. (1986). The ontogeny of a dominance hierarchy in colonies of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Insectes Sociaux*, **33**(3), 3–25.
- Vogt, F. D., Heinrich, B., Dabolt, T. O., & McBath, H. L. (1994). Ovary development and colony founding in subarctic and temperate-zone bumblebee queens. *Canadian Journal of Zoology*, **72**(9), 1551–1556.
- Waser, N. M. (1986). Flower constancy: definition, cause, and measurement. *The American Naturalist*, **127**(5), 593–603.
- West, E. L., & Laverty, T. M. (1998). Effect of floral symmetry on flower choice and foraging behaviour of bumble bees. *Canadian Journal of Zoology*, **76**(4), 730–739.
- Westrich, P. (1996). Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. *Linnean Society symposium series*, **18**, 1–16.
- Williams, P. H. (1998). An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin-Natural History Museum Entomology Series*, **67**, 79–152.

Wilms, J., & Eltz, T. (2008). Foraging scent marks of bumblebees: footprint cues rather than pheromone signals. *Naturwissenschaften*, **95**, 149–153.

Wilson, E. O. (1971). *The insect societies* (2. ed.). Belknap Press of Harvard University Press.

Žďárek, J. (2013). *Hmyzí rodiny a státy* (1. ed.). Academia.