

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ochrana životního prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Bc. Lucie Tomsová

**Věrnost, vrozené a naučené preference jako předpoklady efektivity
generalistických opylovačů**

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Janovský, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu. Dále prohlašuji, že bylo použito AI technologií dle doporučení pracoviště, tedy pouze ke zlepšení čitelnosti a jazyka textu.

V Praze dne 12.12.2024

Lucie Tomsová

Poděkování

Jak vidíte dle délky tohoto textu, tato práce je sice dílem jednoho autora, nicméně pravděpodobně by nevznikla v takové podobě a rozsahu, v jaké je nyní, bez níže uvedených osob.

Chtěla bych velmi poděkovat všem dobrovolníkům, kteří se ochotně podíleli na sběru dat v rozpálených srpnových dnech, a přispěli tak k vytvoření rozsáhlého datasetu. Dále děkuji Evě Matouškové, Kláře Daňkové a Tadeáši Ryšanovi, kteří mi poskytli podnětné rady k chovu pestřenek, a dokázali tak z člověka bez jakýchkoli zkušeností vypracovat poměrně slušného chovatele. Děkuji také svým rodičům, že mi během celého studia poskytovali materiální a jinou podporu a umožnili mi věnovat se činnostem, které mě naplňují. Velké díky patří Kubovi Štencovi za jeho nakažlivé nadšení pro vědu, dobrovolnou pomoc snad ve všech aspektech práce a za skutečně skvělé vedení Handrkova! Tomáši Sedláčkovi vděčím za jeho neutuchající motivaci a humor, který vnášel po celou dobu, a za jeho obrovskou obětavost naprosto přesahující manželský slib. A samozřejmě děkuji i Daniele Sedláčkové za korekturu práce a za Tomáše Sedláčka.

V neposlední řadě moc děkuji Zdeňkovi Janovskému za jeho trpělivost, vedení a někdy až příliš upřímnou zpětnou vazbu. A hlavně, že mě nasměroval a pomohl mi dojít tam, kde jsem dnes.

Abstrakt

Generalističtí opylovači jsou považováni za méně efektivní v opylování než specializovaní, jelikož navštěvují vyšší počet rostlinných druhů. Ovšem, sdílení opylovačů u rostlin nemusí nutně zhoršovat jejich reprodukční úspěšnost, protože věrnost a preference opylovačů mohou sloužit jako mechanismy zajišťující efektivní opylování. V této problematice existuje velmi málo poznatků především u jedné z významných skupin opylovačů – pestřenek. Zároveň existuje jen velmi málo studií, které by umožňovaly srovnat preference a věrnost pestřenek s blanokřídlými pomocí stejných metod.

V této práci byla zkoumána věrnost, magnituda preferencí (preference po zohlednění věrnosti opylovače) a naučené a vrozené preference u čmeláků, včely medonosné a pestřenek prostřednictvím dvou experimentů. První pokus sledoval volby opylovače vždy mezi dvěma nabízenými květy poté, co opylovač odstartoval z jednoho či druhého z nabízených druhů. Byly zkoumány rozdíly funkčními skupinami, rozdíly v preferencích mezi lokalitami s výskytem a bez výskytu jednoho z nabízených druhů a rovněž závislost vykazovaných měr preferencí a věrnosti na míře vizuální nepodobnosti nabízených druhů. Cílem druhého pokusu bylo sledovat změnu preferencí u naivních jedinců pestřenky trubcové *Eristalis tenax* (odchovaných v zajetí) v průběhu času.

Včela medonosná vykazuje vyšší věrnost a magnitudu preferencí než čmeláci a pestřenky, kteří se od sebe neliší. Všechny skupiny opylovačů vykazují výraznou variabilitu v míře věrnosti a magnitudy preferencí. Věrnost a magnituda preferencí se ukázaly být na sobě závislé, proto opylovači vykazující vysokou věrnost zároveň mívají i vysokou magnitudu preferencí. Tomuto vztahu se vymykají pouze některé pestřenky s výraznou věrností, ale pouze nízkou mírou preference k rostlinám. U pestřenek i čmeláků byly zaznamenány pozitivní i negativní naučené preference, u včely medonosné pouze pozitivní. Čím si byly květy méně podobné, tj. čím lépe byly pro opylovače květy rozlišitelné, tím lépe je opylovači v průměru dokázali diskriminovat. V rozporu s modelem vidění používaným pro aproximaci vjemů pestřenek nebyla nalezena žádná hranice nepodobnosti květů, pod níž by skokově klesala schopnost pestřenek květy rozlišit.

Klíčová slova: věrnost opylovače, preference, generalističtí opylovači, *Apis mellifera*, *Bombus* spp., *Syrphidae*, modely vidění, naučené preference

Abstract

Generalist pollinators are often considered less effective in pollination compared to specialists due to their tendency to visit a lower number of plant species. However, the sharing of pollinators among plants does not necessarily reduce their reproductive success, as pollinator flower constancy and preferences can act as mechanisms ensuring efficient pollination. There is limited knowledge on this topic, particularly concerning hoverflies, which are a significant group of pollinators. Furthermore, only a few studies have systematically compared the preferences and flower constancy of hoverflies with those of bees pollinators using standardized methods.

In this study, I investigated the flower constancy, magnitude of preferences (preference adjusted for pollinator flower constancy), and innate and learned preferences of bumblebees, honeybees, and hoverflies through two experiments. The first experiment examined pollinator choices between two flower species, recording which flower type the pollinator initially departed from. Differences were analyzed among functional groups, between sites with and without the presence of one of the offered species, and with respect to the influence of the visual dissimilarity of flower species on observed flower constancy and preference metrics. The second experiment focused on the temporal dynamics of preference changes in naïve individuals of the hoverfly *Eristalis tenax* (reared in captivity).

The results showed that honeybees had higher flower constancy and preference magnitude than bumblebees and hoverflies, which were similar to each other. All pollinator groups exhibited variability in both traits, with a positive correlation between flower constancy and preference magnitude. Some hoverflies were exceptions, showing high constancy but low preferences. Hoverflies and bumblebees displayed both positive and negative learned preferences, while honeybees showed only positive ones. Pollinator discrimination improved with greater flower trait dissimilarity, but no threshold was found where hoverflies suddenly lost their ability to differentiate flowers, contrary to visual model predictions.

Key words: flower constancy, preference, generalist pollinators, *Apis mellifera*, *Bombus* spp., *Syrphidae*, visual models, learned preference

Obsah

1.	Úvod.....	1
1.1.	Opylovači mírného pásma.....	1
1.2.	Současná ochrana opylovačů v naší krajině.....	3
1.3.	Opylování z pohledu rostlin.....	3
1.4.	Opylování z pohledu opylovače.....	4
1.5.	Věrnost a preference včel sensu lato a pestřenek.....	6
1.6.	Cíle práce.....	8
2.	Metodika.....	10
2.1.	Studované lokality.....	12
2.1.1.	Lokalita K Handrkovu.....	12
2.1.2.	Ostatní lokality.....	13
2.2.	Studování opylovači.....	13
2.2.1.	Modely vidění včel a pestřenek.....	13
2.3.	Design vidlovacího pokusu.....	15
2.4.	Design vypouštěcího pokusu.....	20
2.4.1.	Studovaný druh.....	20
2.4.2.	Chov v zajetí.....	20
2.4.3.	Terénní část experimentu.....	21
2.5.	Analýza dat.....	23
2.5.1.	Kvantifikace preferencí, věrnosti a magnitudy preferencí.....	23
2.5.2.	Testování hypotéz.....	24
3.	Výsledky.....	29
3.1.	Vidlovací pokus.....	29
3.1.1.	Věrnost a preference opylovačů.....	30
3.1.2.	Vliv předchozích zkušeností na chování opylovačů.....	39
3.1.3.	Rozlišovací schopnosti opylovačů.....	40
3.2.	Vypouštěcí pokus.....	43
4.	Diskuze.....	44
4.1.	Věrnost a preference opylovačů.....	44
4.2.	Vliv předchozích zkušeností na chování opylovačů.....	47
4.3.	Rozlišovací schopnosti opylovačů.....	48
4.4.	Možné příčiny nezdaru vypouštěcího pokusu.....	49
4.5.	Význam opylovačů v rozmnožování rostlin.....	50

4.6. Budoucnost ochrany opylovačů	51
5. Závěr.....	53
6. Literatura	54
Další použité zdroje.....	65
7. Přílohy	67

1. Úvod

Většina rostlinných druhů na světě (přes 75 %) včetně několika ekonomicky významných pro člověka (např. *Coffea arabica*, *Theobroma cacao*, *Brassica napus* a *B. rapa*) je závislá svou reprodukcí na opylovačích (Klein et al. 2007). Globální úbytek diverzity a abundance hmyzích opylovačů tak může mít negativní dopad nejen na zemědělství, ale také na populace volně rostoucích rostlin, které jsou v tomto směru mnohem hůře prozkoumány (Dicks et al. 2021; Potts et al. 2010; 2016).

Tento negativní trend je zapříčiněn z velké části intenzivním obhospodařováním v krajině související se ztrátou vhodných stanovišť a fragmentací těch zbývajících (Steffan-Dewenter et al. 2006; Aguiar et al. 2021; Weiner et al. 2014). Nejvíce jsou zasaženi specialisti, vázaní na specifické podmínky či rostlinné druhy (Biesmeijer et al. 2006), ale výrazně ubývají i druhy běžné (Van Dyck et al. 2009).

Generalističtí opylovači, kteří v současné krajině převažují, jsou pro rostliny nevýhodní v tom, že jejich přenos pylu není příliš specifický (Alarcón 2010). Toto však nemusí platit pro všechny generalisty, jelikož mohou zvyšovat svoji efektivitu v opylování prostřednictvím různých mechanismů chování (Brosi 2016; Ollerton et al. 2007; Waser 1986).

Z tohoto důvodu plynou pro naši společnost výzvy nejen v oblasti ochrany opylovačů, ale i volně rostoucích na opylovačích závislých rostlin. Ale abychom mohli zavést skutečně účinná opatření na zachování biodiverzity volně žijících opylovačů, měli bychom se shodnout na jaké skupiny organismů, chceme cílit. Současná generalizovaná ochrana se zdá nedostatečná a specializované zásahy jsou možné jen v případě dobře prozkoumaných druhů, což v případě opylovačů je velmi malá část (European Court of Auditors 2020).

1.1. Opylovači mírného pásma

V našich podmínkách figuruje široká škála hmyzích opylovačů, ovšem význam jednotlivých funkčních skupin, a tedy jejich proporce v opylovacím spektru rostlin, se může měnit v závislosti na typu krajiny (Willmer, Cunnold, a Ballantyne 2017a) nebo nadmořské výšce (McCabe a Cobb 2021).

Dle dat z databáze FloViD (Janovský a Štenc 2023), které reprezentují průměrné procentuální složení opylovačů na 259 rostlinných druzích střední Evropy, jsou hlavními opylovači: čmeláci (*Bombus* spp.; 18.2 %), pestřenky (Syrphidae; 16.5 %) a mouchy s. l. (Anthomyiidae, Muscidae, Scathophagidae; 15.6 %). Třetí významnou skupinou opylovačů jsou brouci (Coleoptera; 12.1 %), kde je hlavní čeleď lesknáčkovití (Nitidulidae; 8.3 %), která má překvapivě vyšší podíl v opylovacím spektru než včela medonosná (*Apis mellifera*, 5.5 %) nebo motýli (Lepidoptera; 4.3 %). Neméně důležitou funkční skupinou jsou také ostatní včely (Apoidea; 5.8 %).

Jednotlivé funkční skupiny opylovačů se mezi sebou liší morfologickými vlastnostmi, které pak ovlivňují efektivitu opylování, a to především kvantitativně. Čmeláci – společně se včelou medonosnou – díky svým poměrně dlouhým proboscis mohou navštěvovat květy s hlubokými korunami. Oproti tomu skupina ostatních pylosběrných včel dosahuje obvykle menší velikosti a navštěvuje spíše otevřené a dobře přístupné květy (Janovský a Štenc 2023). Všechny tři funkční skupiny mají tělo pokryté hustým, dlouhým ochlupením, které nabaluje velké množství pylu (Escaravage a Wagner 2004; Adler a Irwin 2006; Bartomeus, Bosch, a Vilà 2008).

Pestřenky i mouchy sensu lato upřednostňují plošší květy nebo květenství, které umožňují snadný přístup k nektaru a pylu. Na rozdíl od ostatních opylovačů u much nejsou květní odměny jediným zdrojem potravy, což jim dovoluje být více oportunní (Zdeněk Janovský a Štenc 2023). Pestřenky jsou variabilní ve velikosti těla a v rámci přenosu pylu jsou pro rostliny zajímavé návštěvy větších druhů (Freudenfeld in prep.).

Lesknáčkovití jsou často přitahováni sladkými vůněmi a pylovými bohatými květy. Na svém těle nemají morfologické adaptace, které by umožňovaly přenos pylu (Escaravage a Wagner 2004). Podobně tomu tak je i motýlů, preferují rostliny s jasnými barvami (často modrou a fialovou) a bohatým nektarem (Zdeněk Janovský a Štenc 2023). Kvůli svým prodlouženým sacím ústrojím, přicházejí do kontaktu s květem minimálně, převážně právě sosákem a nohami. Z tohoto důvodu fungují spíše jako „zloději nektaru“ než skuteční (Lazri a Barrows 1984; Jennersten 1984; Venables a Barrows 1986).

Z hlediska výzkumu ekologie opylovačů vyplývá, že největší množství pylu přenášejí blanokřídlí, poté velké druhy pestřenek (Escaravage a Wagner 2004; Phillips et al. 2018), a naopak nejhorší jsou v přenosu pylu motýli (Alarcón 2010).

1.2. Současná ochrana opylovačů v naší krajině

Opylovači jsou bezesporu významnou skupinou organismů, která si zasluhuje naši pozornost a snahu udržet ji v naší krajině, navzdory tlaku plynoucímu z intenzivního hospodaření a klimatických změn. Nicméně, ochrana takto různorodé skupiny není úplně jednoduchá, obzvláště když téměř jediné, co je spojuje, je návštěva květů za účelem získávání potravy (Helmer 2019).

Dosavadní ochrana opylovačů na našem území stojí na evropské a národní úrovni. Pro členské státy Evropské unie je důležitým legislativním dokumentem směrnice Rady č. 92/43/EHS z 21. května 1992 o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin (v angličtině Habitat Directive). Směrnice sice explicitně nezmiňuje opylovače, ale v rámci územní ochrany prostřednictvím soustavy Natura 2000 nebo druhové ochrany dané seznamem v příloze II. a IV. umožňuje značnou legislativní podporu pro jejich ochranu. Směrnice o stanovištích chrání celkem 41 druhů denních a nočních motýlů, ostatní skupiny nejsou jmenovány.

Na národní úrovni je nejvýznamnější zákon č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny, který stanovuje ochranu volně žijících druhů, jejich stanovišť a společenstev. Zvláštní územní ochrana je zajištěna opět chráněnými územími různé velikosti a mírou ochrany, která umožňuje chránit biotopy a regulovat intenzitu hospodaření v krajině. Zvláštní druhová ochrana české fauny a flóry je zavedena vyhláškou č. 395/1992 Sb. se seznamy zvláště chráněných druhů rostlin a živočichů. Z opylovačů zde figuruje 33 druhů motýlů a celý rod čmelák (*Bombus* spp.).

Za zmínku stojí také červené seznamy ohrožených druhů vydávané každé dva roky Mezinárodním svazem ochrany přírody (IUCN). Česká republika má také své vlastní seznamy ohrožených druhů, sepsané odborníky na danou skupinu. Aktualizace těchto seznamů však nejsou pravidelné a jsou spravovány hlavně skupiny organismů, které se těší dostatečnému zájmu vědecké komunity – z opylovačů jsou to hlavně blanokřídlí a samozřejmě motýli (Farkač, Král, a Škorpík 2005).

1.3. Opylování z pohledu rostlin

Pokud se zaměříme na opylovače z hlediska jejich podílu na reprodukci rostlin, budeme se muset zajímat nejen o kvantitu, ale i o kvalitu přenosu pylu mezi rostlinami téhož druhu. Entomogamní rostliny vyžadují pro úspěšné opylení několik podmínek: opylovač musí při své

návštěvě sesbírat dostatečné množství pylu, které neztratí ani nezkonsumuje mezi návštěvami. Dále musí v květu přijít do kontaktu nejen s tyčinkami ale i s bliznou, a nesmí mezi dvěma návštěvami květů stejného druhu rostliny navštívit větší množství cizích druhů, protože pak přenesou na bliznu namísto konspecifického pylu spíše pyl těchto cizích druhů, což místo přínosu vede k ucpávání blizen (Arceo-Gómez a Ashman 2011)

1.4. Opylování z pohledu opylovače

Zájem rostlin o přenos konspecifického pylu však neodpovídá zájmu opylovačů. Opylovači se stejně jako ostatní živočichové – včetně člověka – snaží o maximalizaci zisku energie za jednotku času, a přitom o co nejmenší ztráty (Stephen & Krebs 1987). To vyžaduje schopnost vytvářet rozhodnutí na základě přijatých informací z okolního prostředí a také předchozích zkušeností uložených v paměti (Gigerenzer 1997).

V první řadě opylovač vybírá mezi květy dle velikosti a kvality primárních atraktantů neboli odměny (pyl, nektar). Ovšem to vyžaduje přímé ověřování přistáním na daný květ nebo na základě předchozích zkušeností, které v případě nového prostředí chybí, čímž se může zbytečně prodlužovat doba mezi návštěvami květů tzv. *foraging time*. Proto si opylovači v přirozených podmínkách vybírají zejména dle parametrů, které sice nic přímo nezajišťují, ale umožňují jednodušší a rychlejší rozhodování, protože si opylovač může vytvořit asociaci mezi nimi a ziskem odměny z květu. Jedná se o sekundární atraktanty květu, tedy například barvu, tvar, vzor, symetrii a vůni (Cakmak et al. 2009; Latty a Trueblood 2020).

V případě, že se zaměříme pouze na individuální mechanismy vedoucí opylovače k výběru květu, můžeme se soustředit na dva dominantní – preferenci a věrnost. Opylovači si mohou vytvářet určité preference vůči některým charakteristickým vlastnostem květu (např. barva, tvar, vůně; KEVAN et al. 1990). Preferenci můžeme definovat jako pravděpodobnost, že si opylovač vybere daný morfotyp květu z dostupné nabídky nezávisle na populační hustotě tohoto morfotypu (Gegear a Laverty 2005) a na předchozích navštívených květech (Waser 1986; Lunau a Maier 1995).

Věrnost neboli *flower constancy* je chování, při kterém opylovač upřednostňuje alespoň v rámci jedné letové sekvence květy vybraného druhu, a tím zvyšuje jeho vnitrodruhový přenos pylu (Waser 1986). Existuje několik teorií snažících se osvětlit takovéto chování opylovače, pro účel této práce budou popsány dvě z nich. Jedna z hypotéz předpokládá, že věrnost opylovačů je důsledkem časových nákladů spojených s učením týkajícím se manipulace s novým typem

květu. Nazývá se Hypotéza investice do učení (Learning Investment Hypothesis – LIH) a dle ní mohou rostliny manipulovat věrností prostřednictvím evoluce květinových znaků (např. složitosti; (Lars Chittka, Thomson, a Waser 1999).

Druhou teorií je Hypotéza omezené paměti (Memory Limitation Hypothesis – MLH), která věrnost opylovačů přisuzuje omezené schopnosti jejich nervového systému ukládat, vyvolávat nebo zpracovávat informace potřebné k rozpoznání různých druhů květů. Dle této teorie je věrnost více závislá na schopnostech opylovačů a rozdílech mezi dostupnými rostlinami, takže přímá manipulace rostlinami je omezenější (Waser 1986; Chittka, Thomson a Waser 1999).

Každá z teorií předpokládá odlišný vztah mezi věrností a preferencí. Zatímco LIH implikuje negativní vztah mezi věrností a preferencí, protože čím vyšší je cena změny (tj. učení), tím méně pravděpodobné je, že opylovač změní navštěvovaný druh. Podle MLH není mezi věrností a preferencí žádný přímý vztah. Tyto dvě teorie jsou považovány za extrémní body spektra možných mechanismů a v praxi může být věrnost opylovačů výsledkem kombinace obou procesů (Waser 1986; Chittka, Thomson a Waser 1999).

Opylovači jsou limitováni také svými rozlišovacími schopnostmi, které jsou – stejně jako paměť – omezené. Preference i věrnost opylovače jsou ovlivněny jeho schopností rozeznávat květy, proto jsou lépe diskriminovány nepodobné květy (Jiménez-López et al. 2020). Efektivitu opylení zvyšují také barevná vodítka na květu (Heuschen, Gumbert, a Lunau 2005).

Preferenční chování opylovačů se – stejně jako věrnost – vyvíjí v čase, nicméně opylovač často nemusí v případě preferencí začínat od nuly, jelikož jsou u něj vytvořené vrozené preference. Vrozené preference tak mohou v případě absence zkušeností s daným květem sloužit jako důležitý faktor při výběru (Latty a Trueblood 2020). Naučené preference představují dočasnou specializaci jedinců, jsou závislé na schopnostech učení těchto opylovačů a také na dostatečné motivaci v podobě odměny (Lunau a Maier 1995).

Míra, do jaké vrozené preference řídí chování při výběru u zkušených jedinců, je částečně ovlivněna silou vrozených preferencí a schopností učit se. Proto v některých situacích/systémech mohou být vrozené preference snadno překonány právě naučenými preferencemi (Almut Kelber 1997).

1.5. Věrnost a preference včel sensu lato a pestřenek

V současnosti jsou nejvíce prozkoumány věrnost a preference u čmeláků (*Bombus* spp.) a včely medonosné (*Apis mellifera*), zatímco další významné skupině, kterou jsou pestřenky (*Syrphidae*), nebyla donedávna příliš věnována pozornost. Dle tabulky 1 je dále vidět, že u všech funkčních skupin opylovačů jsou nejméně prozkoumány vrozené preference. Pro podrobnou kvalitativní analýzu byl počet studií snížen na 70, jejichž seznam je uveden v příloze 1. Byly vybrány studie, ve kterých byla věrnost nebo určitá forma preference jednou z hlavních měřených proměnných a při tom zůstal zachován co nejvíce poměr počtu studií mezi opylovači.

Tabulka 1 – Počet studií nalezených pod klíčovými slovy *flower constancy*, *color preference*, *innate preference* a *learnt preference* u tří hlavních funkčních skupin opylovačů přes vyhledávač Web of Science (www.webofknowledge.com). Datum hledání: 8.12.2024

Opylovač	čmeláci	včela medonosná	pestřenky
Věrnost	233	162	36
Preference k barvě	291	221	46
Vrozené preference	91	45	9
Naučené preference	182	207	10

Věrnost a preference opylovačů se nejčastěji sleduje pomocí umělých květů (44 z 70 studií), kde se testuje výběr mezi několika znaky (např. barva) a případně se manipuluje s odměnou. Umělé květy umožňují sledovat konkrétní proměnné a standardizovat podmínky, avšak nemusí odrážet reálné chování v přirozených podmínkách. Další metodou jsou terénní pokusy na skutečných rostlinách, a to přímým pozorováním návštěv (16/70) nebo stěrem pylu z těl opylovače (10/70). Pylové analýzy zachycují delší časový úsek chování, zatímco přímé pozorování lépe odráží okamžitá rozhodnutí opylovače.

Také vyjádření preference a věrnosti je ve studiích různorodé. Preference je obvykle kvantifikována jako podíl návštěv opylovače na jednom z druhů květin ve vztahu k celkovému počtu návštěv obou druhů během testu (Hill, Wells, a Wells 1997; Zhang et al. 2011; Papaj a Russell 2024). Případně jako odchylka od šance 50:50 ve volbě mezi dvěma vzory (L. L. Orbán

a Plowright 2013) či jako pravděpodobnost návštěvy stejného druhu u naivních jedinců (Bruninga-Socolar et al. 2023).

Věrnost může být definována podílem věrných a nevěrných výběrů (Stout, Allen, a Goulson 1998; Gegear a Laverty 2005; C Grüter et al. 2011) nebo u pylových analýz procentuálním zastoupením konspecifického pylu (Kozuharova 2018; Babaei et al. 2018). Další možnosti představují vyjádření věrnosti pomocí *Batemanova* (BI; Bateman 1951) nebo *constancy indexu* (CI; (Jacobs 1974).

Hlavní nevýhodou Batemanova indexu je jeho nedefinovatelnost v případě, že opylovač navštěvuje pouze jeden typ květů, tj. při úplné konzistenci (Waser 1986). Oproti tomu index konstance je definován pro celý rozsah chování od úplné nevěrnosti (-1) přes náhodné chování (0) až po naprostou věrnost (+1).

Kvůli heterogenním metodám vyjádření preference a věrnosti je obtížné použít studie pro kvantifikování obecné míry těchto proměnných a porovnat mezi sebou jednotlivé skupiny opylovačů. Studií, které by přímo porovnávaly opylovače, je daleko méně, než studií testujících vliv květních vlastností nebo odměny na výši věrnosti či preferencí (5/70).

Dle studie A. J. Batemana (1951), který sledoval rozdílné výběry blanokřídlých mezi barevnými formami *Brassica napus* a *B. oleracea*, vykazovaly včely medonosné (BI = 0,615) vyšší věrnost než čmeláci (BI = 0.359). Ke stejnému závěru došli i autoři R. J. Gegear a T. M. Laverty (2005), kteří včely medonosné a čmeláky testovali na umělých květech. Ostatní studie testovaly míru konspecifického pylu na tělech opylovačů a zaznamenaly vyšší věrnost u včel s. l. než pestřenek (Gyan a Woodell 1987; Rammell, Gillespie, a Elle 2019; Willmer, Cunnold, a Ballantyne 2017a). Oproti tomu poměr mezi legitimními návštěvami a návštěvami bez účasti na opylení byl zaznamenán vyšší u pestřenek než u včel medonosných (Rammell, Gillespie, a Elle 2019).

U čmeláků byla nalezena preference k barvám s vyšší čistotou spektra, zejména v modrém a UV pásmu (Heinrich 1976; K Lunau a Maier 1995). Také byly zaznamenány odlišné květní preference mezi různými koloniemi stejného druhu čmeláka (Rossi et al. 2015). Čmeláci díky slabší věrnosti dokážou oproti včelám medonosným rychleji reagovat na změny v odměně (Gegear a Laverty 2004). A čím větší je počet květinových typů a složitost signálů, tím více se zvyšuje selektivita čmeláků, ale zároveň zpomaluje jejich rozhodování (Austin, Horack, a Dunlap 2019; Gegear a Laverty 2005).

Včela medonosná si obvykle nevytváří preference přímo ke konkrétním květním vlastnostem, ale soustřeďuje se na významné zdroje odměny (Banschbach 1994). Preferuje tak barvy podobné již navštíveným, i bez záruky odměny (Dyer a Murphy 2009). Vykazuje vysokou míru věrnosti, a to i v případě, že dojde ke snížení až vyčerpání odměny (Gegear a Laverty 2004; Claudio et al. 2018). Proto obvykle navštívuje květy jednoho typu, a dokonce i pohlaví, což může vést k nízké efektivitě opylování (Martin a Farina 2016a).

U pestřenek byla studována hlavně jejich poměrně silná vrozená věrnost žluté barvě (Sutherland, Sullivan, a Poppy 1999; Matoušková, Štenc, a Janovský 2023; Rodríguez-Gasol et al. 2019), která ale je překonatelná novými zkušenostmi (An et al. 2018; Rajan et al. 2024). V přirozených podmínkách pestřenky, zejména podčeleď Eristalinae, navštívují bílé květy (Klečka et al. 2018). Věrnost není u pestřenek tak dobře prozkoumána jako u blanokřídlých, nicméně jistou míru věrnosti pestřenky vykazují (Babaei et al. 2018).

1.6. Cíle práce

Informace o věrnosti a preferencích nejsou zejména u některých funkčních skupin opylovačů stále dostatečné a stojí za hlubší prozkoumání. Taktéž dosud chybí srovnání intenzity preferencí a věrnosti mezi jednotlivými funkčními skupinami opylovačů, které by opylovače srovnávaly v širším kontextu. Proto bylo cílem této diplomové práce rozšíření poznatků týkajících se této problematiky, zejména u pestřenek, a porovnání efektivity opylování mezi včelami a pestřenkami v chování indikujícím konspecifický přenos pylu. Práce se snažila zodpovědět čtyři hlavní otázky, které byly následně rozpracovány do podotázek, a testovat s nimi spojené hypotézy formulované na základě dosavadních poznatků v literatuře:

1. Jaké jsou rozdíly mezi opylovači ve věrnosti a preferencích?

1.a. Jak se liší jednotliví opylovači v relativní intenzitě věrnosti a preferencí?

Předpoklad (H1.a.) – Včely vykazují vyšší míru věrnosti než pestřenky.

1.b. Mají příbuzné druhy opylovačů podobné preference k jednotlivým květním vlastnostem, má pro ně věrnost srovnatelný význam?

Předpoklad (H1.b.) – V rámci skupiny opylovačů budou menší rozdíly v míře věrnosti než mezi skupinami.

1.c. Jaký vztah je mezi mírou preference a věrnosti, jaké typy chování se u opylovačů mohou vyskytovat?

Předpoklad (H1.c.) – Preference a věrnost jsou na sobě nezávislé (mohou nastat všechny možné kombinace).

1.d. Liší se opylovači v relativní intenzitě věrnosti a preferencí mezi pohlavími?

Předpoklad (H1.d.) – Mezi pohlavími se budou opylovači lišit v míře preferencí a věrnosti v důsledku svých odlišných životních strategií.

1.e. Jak moc podléhají věrnost a preference opylovačů meziroční variabilitě?

Předpoklad (H1.e.) – Meziroční variabilita nemá významný vliv na míru věrnosti a preferenci opylovačů.

2. Jak moc dokáží být opylovači flexibilní z hlediska rozdílnosti podmínek?

2.a. Jak se liší jejich preference v závislosti na přítomnosti či nepřítomnosti jednoho ze zkoumaných druhů na lokalitě?

Předpoklad (H2) – Preference k jednotlivým rostlinným druhům jsou závislé na předchozí zkušenosti opylovače s nimi.

3. Jak velké rozdíly v květní morfologii dovedou opylovači ještě rozlišit?

Předpoklad (H3) – Včely a pestřenky se neliší ve schopnostech rozlišovat květy na základě rozdílnosti jejich barvy.

4. Jakou roli hraje učení u pestřenek v jejich preferencích?

Předpoklad (H4) – Pestřenka trubcová upřednostňuje spíše květy z naučených než z vrozených preferencí.

2. Metodika

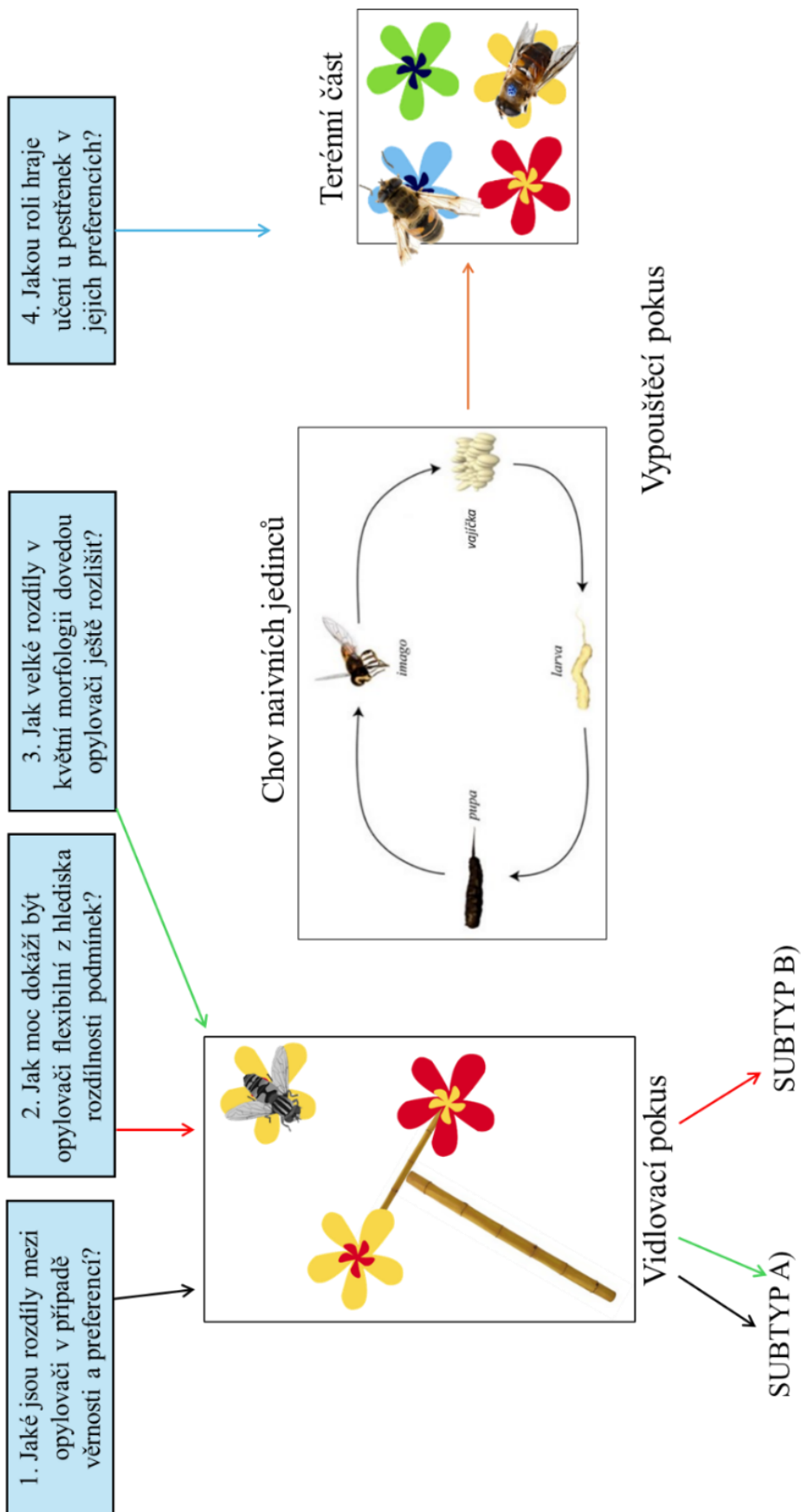
Tato diplomové práce sestává ze dvou hlavních typů experimentů, které jsou znázorněny na obrázku 1. V prvním z nich tzv. vidlovém pokusu byla měřena míra preferencí a věrnosti opylovačů k různým dvojicím rostlinných druhů. Druhý pokus, dále též nazývaný vypouštěcí, sledoval vrozené preference a proces učení jako takový u modelového organismu, pestřenky trubcové *Eristalis tenax* (Linnaeus, 1758).

V rámci vidlového pokusu, byla míra preferencí a věrnosti u opylovačů měřena nabízením vždy dvou různých květů opylovači, který seděl na květu jednoho z dvojice zkoumaných druhů rostlin. Tento pokus byl dále rozdělen na dvě varianty. První se zaměřila na míru věrnosti a preferencí opylovačů v rámci dvojice druhů květů na jedné lokalitě, kde se oba druhy rostlin vyskytovaly spolu (otázka 1). Druhá varianta pokusu se zaměřila na naučené preference opylovačů (otázka 2) a byla prováděna na dvou různých lokalitách, přičemž na jedné se přirozeně vyskytovaly oba zkoumané rostlinné druhy a na druhé jeden z nich chyběl. výběr mezi druhy rostlin pak byl sledován pouze u opylovačů sedících na druhu rostliny vyskytující se na obou lokalitách.

Limitace kognitivních schopností opylovačů byla testována pro otázku 3, pomocí různě barevných dvojic květů v rámci běhů vidlového pokusu naměřených při sběru dat pro otázky 1 a 2.

Pro vypouštěcí pokus bylo potřeba odchovat naivní jedince *Eristalis tenax* a následně je vypustit na hlavní studovanou lokalitu K Handrkovu a sledovat průběh jejich učení v čase a prostoru v porovnání s přirozeně se vyskytujícími jedinci (otázka 4). *E. tenax* byla vybrána jakožto druh s poměrně dobře prozkoumanou ekologií, jak v laboratorních, tak i v terénních podmínkách, u něhož byl zvládnut odchov v zajetí (Nicholas et al. 2018).

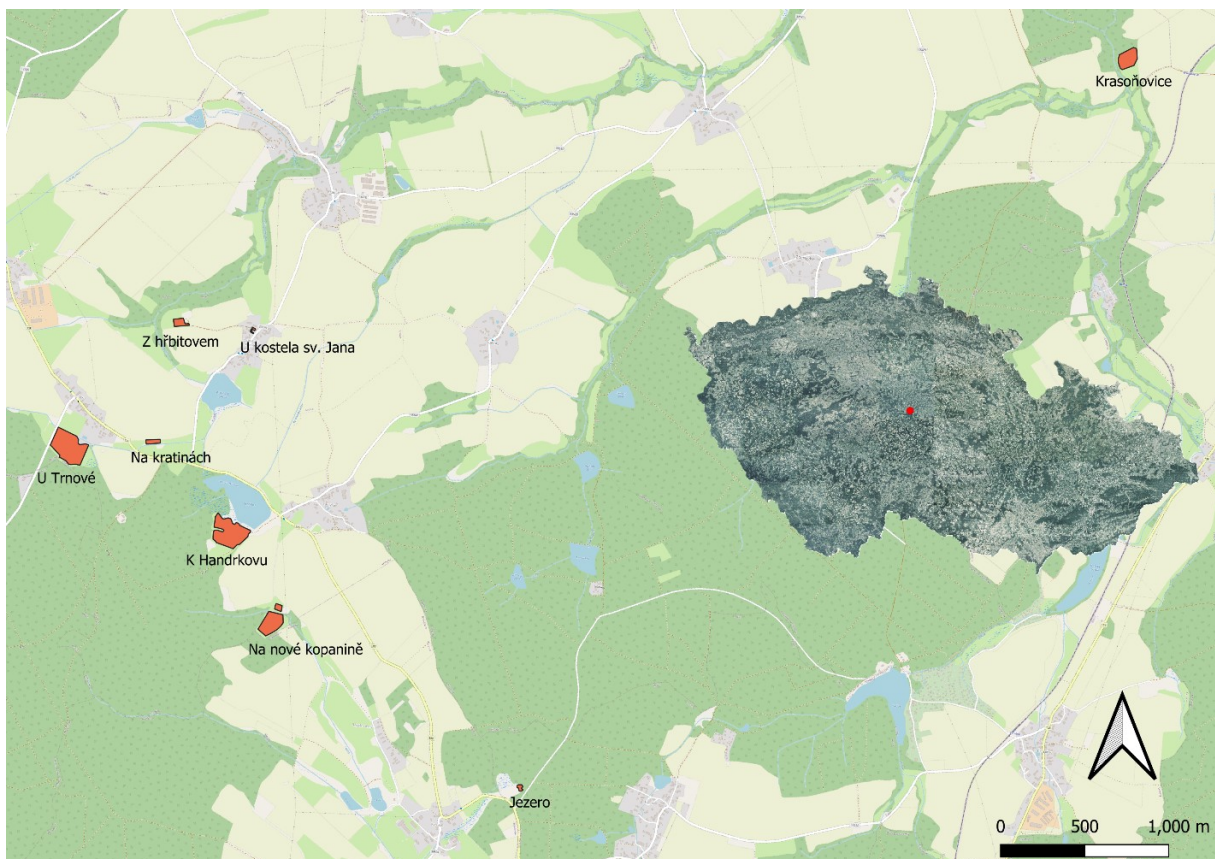
Vidlový pokus probíhal v rámci osmi let, konkrétně v letech: 2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2022, 2023 a 2024, autorka práce se podílela na sběru v posledních třech letech (data z předchozích let byla využitelná pro otázky 1 a 3). Chov naivních jedinců, pro vypouštěcí pokus, začal na jaře 2023 a terénní část pokusu byla provedena v srpnu téhož roku.



Obr. 1 – Schéma vztahu jednotlivých pokusů k otázkám, na které odpovídají

2.1. Studované lokality

Pro experimenty bylo vybráno celkem šest lokalit na území Obce Chlístovice v okrese Kutná Hora (obr. 2). Klima je zde mírně suboceánické, množství srážek za rok se pohybuje okolo 650 mm a průměrné teploty okolo 8 °C (Tolasz et al. 2007). Územím probíhá ve směru ze SV na JZ gradient srážek (rostou) a teplot (klesají). Většina lokalit se nachází na zbytku rozvodní paroviny mezi povodími Sázavy a Labe, a to na labské straně rozvodí (s výjimkou lokality U jezera, která je na sázavské straně, a lokality Krasoňovice, která je níže po toku v údolí Vrchlice; (Lipský 2001). Vybrané lokality jsou obhospodařovány jako TTP a jsou sečeny dvakrát ročně s výjimkou louky u kostela sv. Jana Křtitele v Krsovicích, která je sečena 3–4x ročně, ale tak, aby byl respektován životní cyklus rostlin (Z. Janovský, ústní sdělení).



Obr. 2 – Mapa studovaných lokalit. Zdroj podkladové mapy: OSM (OpenStreetMap contributors, 2024)

2.1.1. Lokalita K Handrkovu

Nejvíce studovaná lokalita K Handrkovu (dále též jen Handrkov podle stejnojmenné hájovny), nedaleko vesnice Vernýřov (N 49,8466; E 15,1498; WGS 1984), odpovídá dle evropského

systemu klasifikace biomů EUNIS vlhkému eutrofnímu až mezotrofnímu travinnému porostu. Plocha lokality je cca 4,5 ha, včetně nekosených lemů, které přispívají k ploše zhruba 0,3 ha. Na území dochází během vegetační sezóny ke dvěma významným vrcholům kvetení jak z hlediska diverzity, tak i abundance květů. První z nich nastává v květnu před první sečí, která probíhá začátkem června, druhý v srpnu před druhou sečí (Janovský et al. 2013). Ze syntaxonomického hlediska lze různé části louky zařadit hned do několika rozdílných svazů: od mezofilního *Arrhenatherion elatioris* Luquet 1926 přes *Molinion caeruleae* Koch 1926 po *Calthion palustris* Tüxen 1937, SV část lokality patří do *Caricion canescenti-nigrae* Schwickerath 1944 (Janovský a Rejzek 2023, ústní sdělení).

2.1.2. Ostatní lokality

Další lokality: Na nové kopanině, Na Kratinách, U Trnové, Za hřbitovem, U kostela sv. Jana Křtitele, Jezero a Údolí Vrchlice se nacházejí v okruhu do 7 km od Handrkova a jsou převážně menší a druhově chudší než hlavní lokalita, avšak sdílejí (včetně Handrkova) některé druhy rostlin, které jsou významné pro generalistické opylovače. Vegetačně jsou zde nejvíce zastoupeny mezofilní ovsíkové a kostřavové louky (*Arrhenatherion elatioris*). Nicméně část lokality Na nové kopanině a Údolí Vrchlice odpovídá střídavě vlhké bezkolencové louce (*Molinion caeruleae*) a lokalita U Trnové hostí v J části i vlhké pcháčové louky (*Calthion palustris*; Janovský 2023, ústní sdělení.).

2.2. Studování opylovači

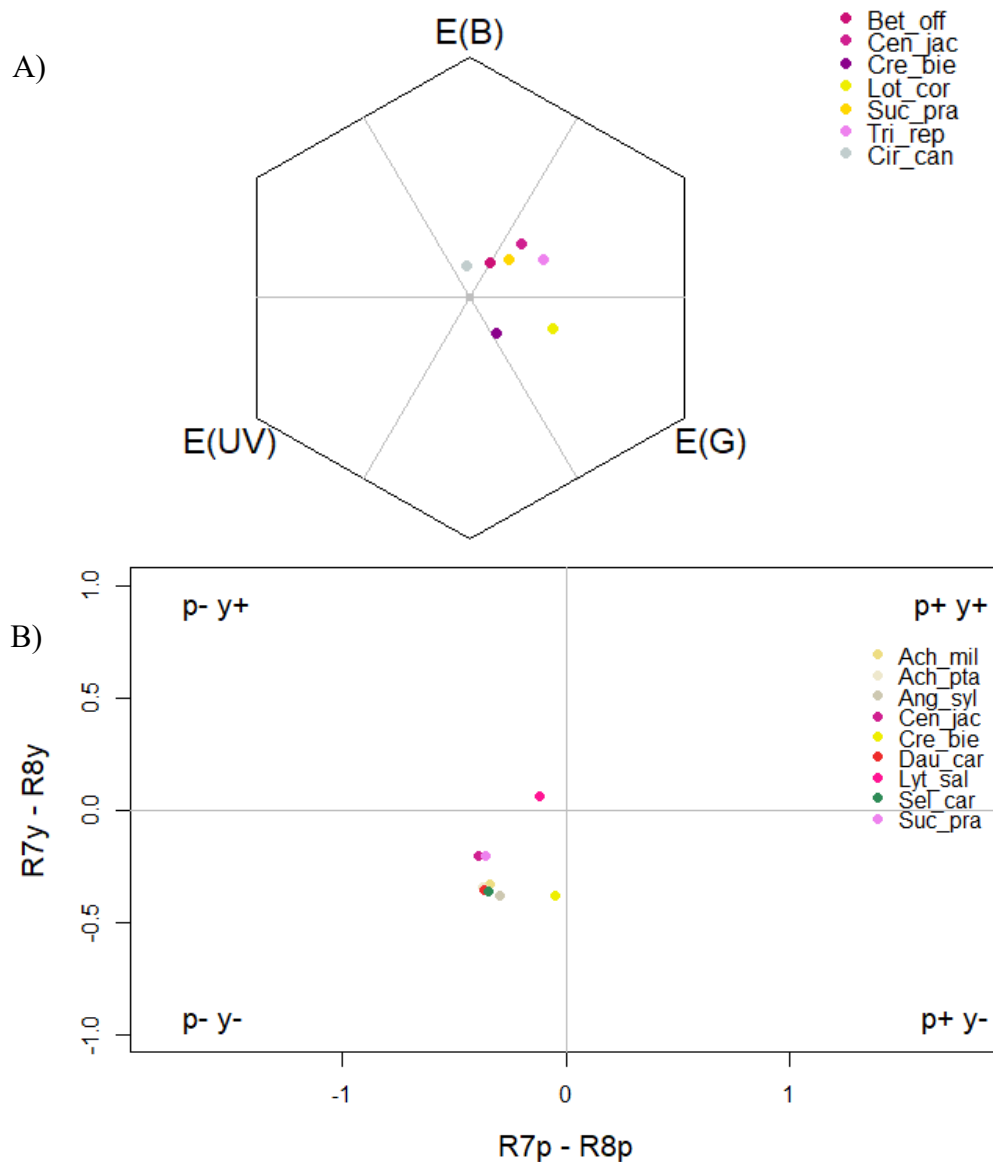
V případě vidlovacího pokusu byly zkoumány především lokálně početné generalistické druhy opylovačů z řad blanokřídlých a pestřenek. Pozorování byla prováděna konkrétně u blanokřídlých: *Apis mellifera* Linnaeus 1758, *Bombus terrestris* Linnaeus 1758, *B. pascuorum* Scopoli 1763 a *B. lapidarius* Linnaeus, 1758; a z pestřenek na: *Eristalis tenax* Linnaeus 1758, *E. arbustorum* Linnaeus 1758, *E. interruptus* Poda 1761, *E. intricaria* Linnaeus, 1758, *E. pertinax* Scopoli 1763, *Helophilus trivittatus* Fabricius 1805 a *Sericomyia silentis* Harris 1776.

2.2.1. Modely vidění včel a pestřenek

Barevné vidění včel je založeno na hexagonálním modelu autora L. Chittka (1992). Model předpokládá, že včely vidí barvy včetně jejich odstínů se zeleným pozadím jako referenčním bodem. Jednotlivé osy odpovídají excitačním hodnotám tří typů fotoreceptorů. Každý dílek značí jinou barevnou kategorii, střed hexagonu představuje neutrální šedou a směrem ke krajům

šestiúhelníku se mění intenzita barvy. Vzdálenosti mezi body v modelu reprezentují percepční rozdíly, což odpovídá jejich schopnosti diskriminace barev (viz graf 1.A). Minimální hodnota při, které jsou včely schopné odlišit barvy od sebe je definována na 0,1.

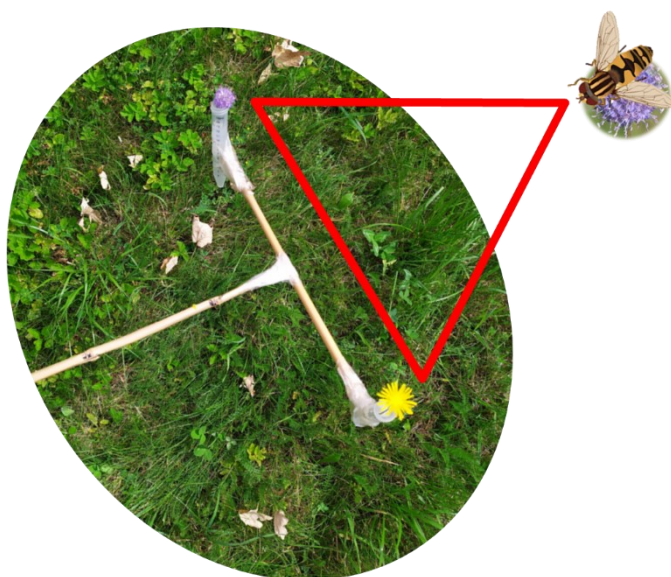
Pro pestřenky se v současnosti používá model vidění navržený pro bzučivky (*Lucilia sp.*) dle N. Troje (1993) s dosazenými excitačními křivkami receptorů *Eristalis tenax* (A Kelber 2001). Na základě tohoto modelu pestřenky vnímají barvy pomocí antagonistických interakcí mezi receptory. Kvadranty zobrazují různé kombinace signálů, například p+ y+ označuje silné pozitivní vnímání obou systémů, zatímco p- y- odpovídá negativním signálům. Dle modelu by pestřenky měly být schopné rozeznávat barvy pouze mezi kategoriemi, ale ne v rámci nich (graf 1.B). Proto body ve stejném segmentu by neměli pestřenky dokázat rozeznávat.



Graf 1.A-B – modely vidění A) včel a B) pestřenek s promítnutými barvami květů druhů, na kterých probíhal vidlovací pokus

2.3. Design vidlovacího pokusu

Princip experimentu byl poprvé použit J. D. Thomsonem (1981) a spočívá v nabízení dvou různých květů opylovači sedícímu na přirozeně rostoucím květu jednoho z nabízených druhů. Květy jsou uloženy v průhledných zkumavkách s vodou na 30 cm dlouhém rameni připevněném kolmo k manipulační tyči dlouhé 1,3 m (obrázek 3). Květy jsou nabízeny tak, aby je opylovač viděl ve stejné vzdálenosti, v jaké jsou vzdáleny od sebe, tedy aby startovací květ a nabízené květy tvořily přibližně rovnostranný trojúhelník o délce strany 30 cm.



Obr. 3 – Schéma principu vidlového pokusu

V případě úspěšného výběru jednoho z nabízených květů (návštěva trvající alespoň dvě sekundy) byla volba opylovače zaznamenána. Poté byl opylovač odehnán a sběr dat pokračoval jiným směrem, než kterým letěl zaznamenaný jedinec, aby se zamezilo opětovnému sběru dat u něj. U nabízených květů byly každých 10–15 minut prohozeny pozice ve zkumavkách. Po 1–3 návštěvách byly květy vyměněny za nové, aby se omezily jiné vlivy na volbu opylovače a také vliv vlastností jednotlivých květů (nadprůměrná velikost, dosud nevybrané odměny, počínající senescence apod.). Výhodou vidlovací metody je standardizace vzájemných vzdáleností a výšky zkoumaných květů, zároveň jsou omezeny náhodné výběry, které jsou v přirozeném prostředí běžné (Thomson 1981).

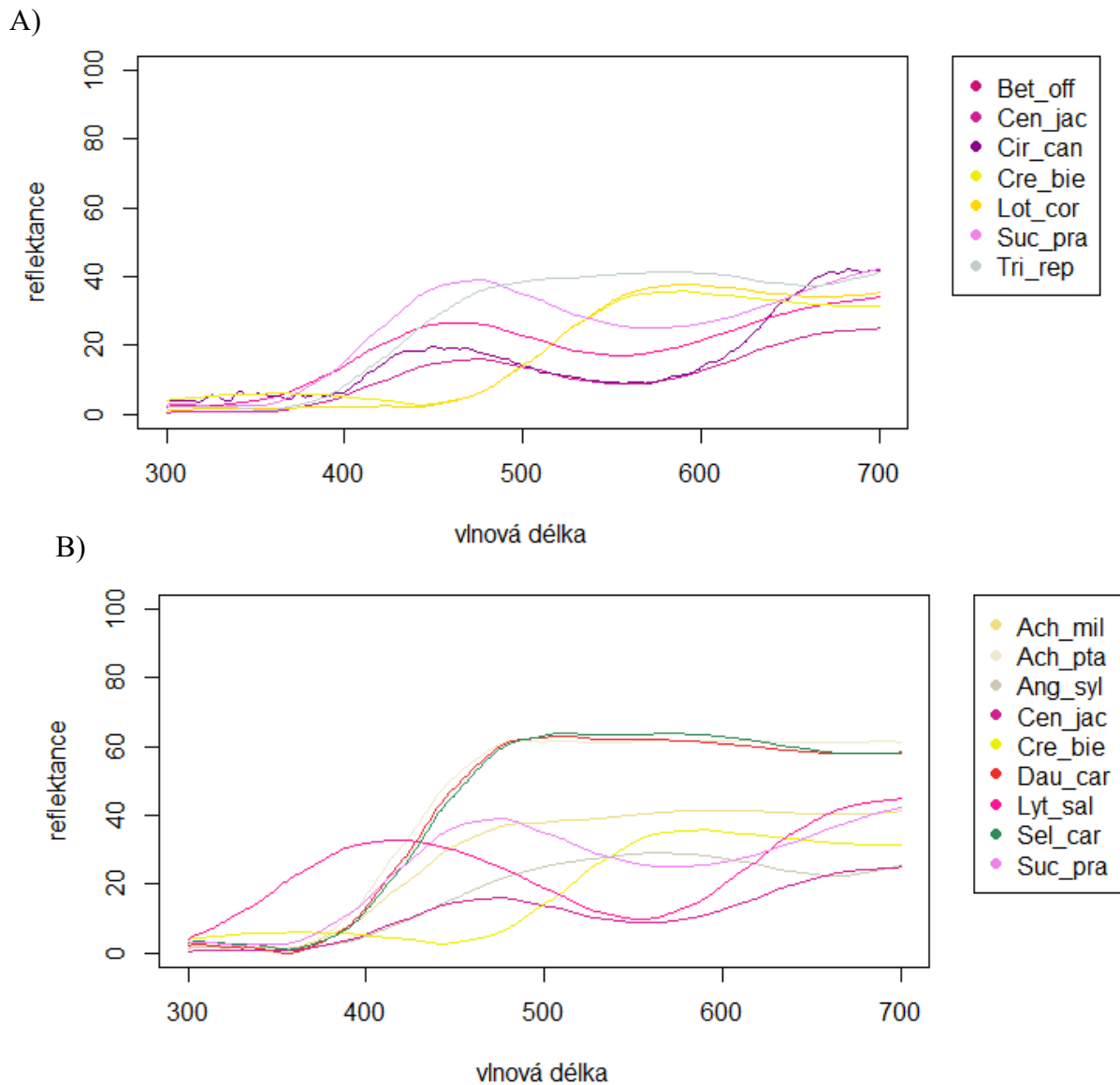
Tímto způsobem byly pozorovány tři funkční skupiny opylovačů: čmeláci, pestřenky i včela medonosná na různých květních kombinacích. Květní kombinace sestávala vždy ze dvou druhů rostlin: startovní, tedy druh, na kterém opylovač právě seděl, a alternativní. Výběr startovní rostliny byl označen jako věrný, a opylovač se tak podílel na přenosu konspecifického pylu,

naopak výběr alternativní rostliny značil potenciálně neefektivní přenos pylu. Druhy do květních kombinací byly sestaveny tak, aby byly v dostatečné míře navštěvovány alespoň jednou, případně všemi třemi funkčními skupinami ($n > 20$; viz tabulku 2).

Tabulka 2 – Seznam kombinací rostlinných druhů s počtem druhů zkoumaných opylovačů a jejich zastoupených funkčních skupin

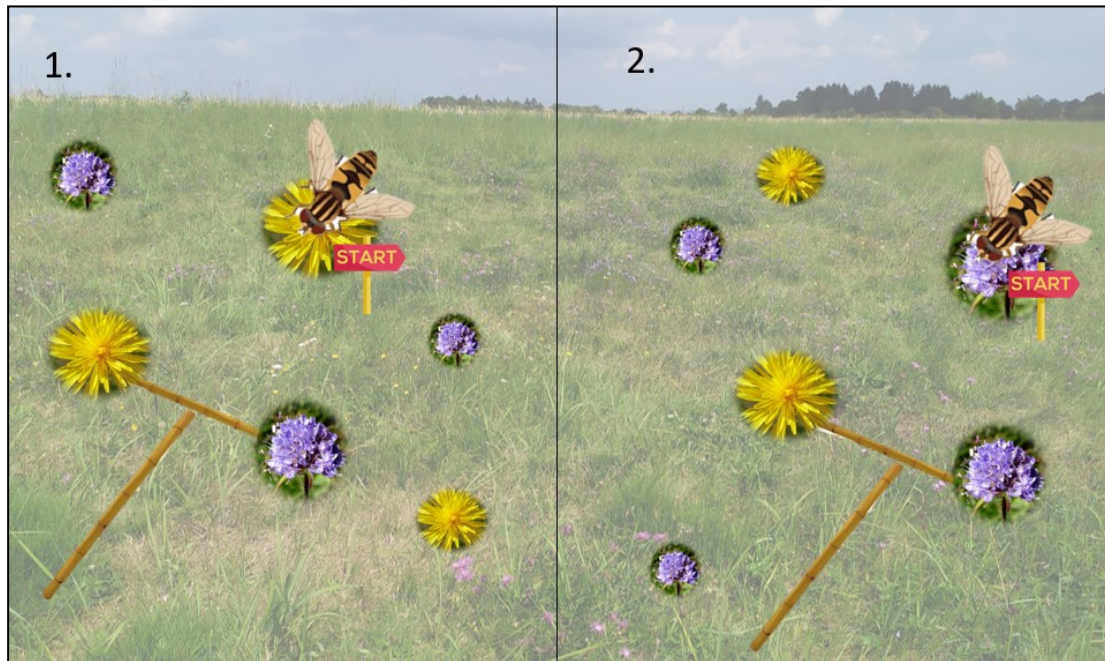
Květní kombinace	Zkratka	Počet druhů opyl.	Funkční skupina
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Centaurea jacea</i>	Cen_jac × Suc_pra	10	vč. medonosná, čmeláci, pestřenky
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Angelica sylvestris</i>	Suc_pra × Ang_syl	4	pestřenky
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Achillea ptarmica</i>	Suc_pra × Ach_pta	4	pestřenky
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Achillea millefolium</i> agg.	Suc_pra × Ach_mil	4	pestřenky
<i>Achillea millefolium</i> agg. × <i>Angelica sylvestris</i>	Ach_mil × Ang_syl	4	pestřenky
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Lythrum salicaria</i>	Suc_pra × Lyt_sal	3	pestřenky
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Crepis biennis</i>	Suc_pra × Cre_bie	2	vč. medonosná, pestřenky
<i>Selinum carvifolia</i> × <i>Daucus carota</i>	Sel_car × Dau_car	2	pestřenky
<i>Centaurea jacea</i> × <i>Trifolium repens</i>	Cen_jac × Tri_rep	2	vč. medonosná, čmeláci
<i>Selinum carvifolia</i> × <i>Angelica sylvestris</i>	Sel_car × Ang_syl	1	pestřenky
<i>Angelica sylvestris</i> × <i>Daucus carota</i>	Ang_syl × Dau_car	1	pestřenky
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Hypericum maculatum</i>	Suc_pra × Hyp_mac	3	vč. medonosná, čmeláci, pestřenky
<i>Succisa pratensis</i> × <i>Betonica officinalis</i>	Suc_pra × Hyp_mac	1	čmeláci
<i>Betonica officinalis</i> × <i>Cirsium Canum</i>	Bet_off × Cir_can	3	čmeláci

Pro kvantifikování rozdílnosti květních kombinací pro opylovače byly použity modely vidění včely medonosné (Lars Chittka 1992) a pestřenky trubcové (A Kelber 2001). Do těchto modelů byla promítnuta spektra vlnových délek jednotlivých květů (naměřená spektra pro některé druhy pocházela z měření v rámci jiného pokusu probíhajícího na lokalitě K Handrkovu, chybějící druhy byly staženy z databáze FReD: The Floral Reflectance Database <http://www.reflectance.co.uk/>, grafy 2.A-B).



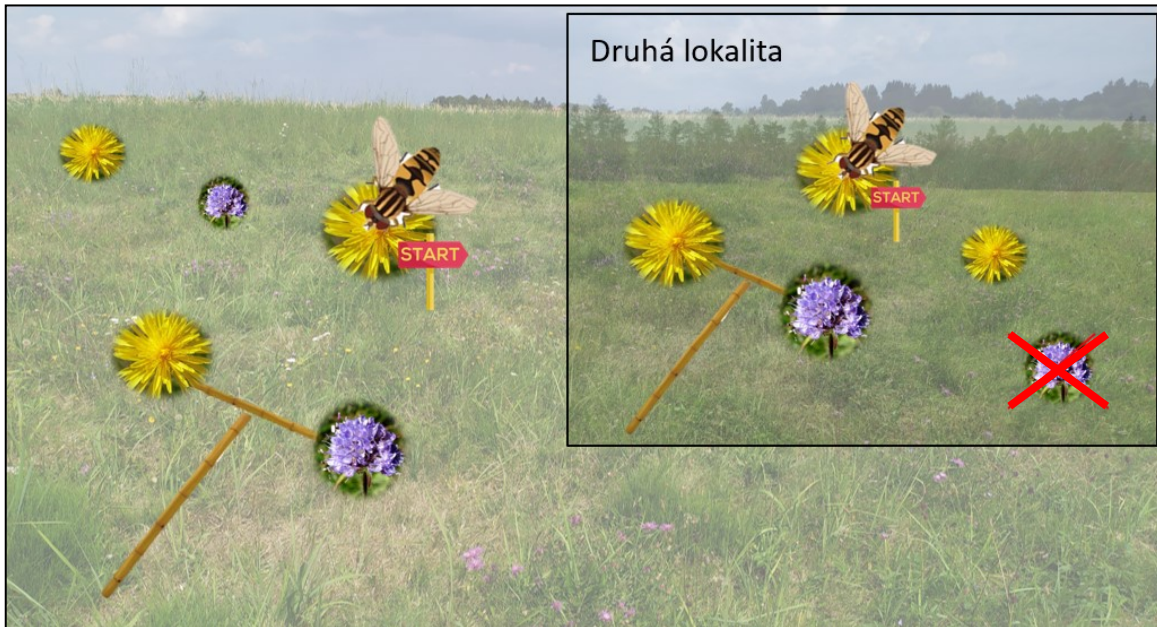
Graf 2.A-B – Naměřená spektra vybraných rostlinných druhů do kombinací pro A) včely a B) pestřenky

Sběr dat probíhal v srpnu v letech 2010, 2011, 2012, 2014, 2015, 2022, 2023 a 2024 od 9.00 do 18.00 hod. (na jednotlivých lokalitách mohl být sběr v kratším časovém intervalu např. kvůli jejich zastínění) za jasného počasí, za teplot nad 20 °C a větru do 4 m/s. Pokus byl rozdělen na varianty A a B. Varianta A, zobrazená na schématu na obrázku 4, probíhala vždy na jedné lokalitě a pozorovány byly výběry opylovače startujícího postupně z obou zkoumaných rostlin.



Obr. 4 – Schéma vidlovacího pokusu s cílem zkoumat preference i věrnost (otázka 1), kdy opylovač dostává vybrat ze dvou rostlin, přičemž každá ze zkoumaných rostlin slouží jako startovní

Druhá varianta pokusu probíhala na dvojici lokalit, přičemž na jedné z nich vždy jeden ze zkoumaných druhů rostliny, konkrétně čertkus luční, chyběl. Květy čertkusu lučního byly pouze importovány a byla sledována reakce opylovačů na tento nový druh (obr. 5).



Obr. 5 – Schéma vidlovacího pokusu s cílem zkoumat vliv předchozích zkušeností

Pro snazší interpretaci výsledků pokusu varianty B, byly pomocí transektů odhadnuty kvalitativní a kvantitativní poměry květní nabídky na každé z lokalit s cílem určit převládající barvy květů. Transekty byly 30 m dlouhé a 1 m široké a v rámci nich byly vždy spočteny entomogamní druhy rostlin a jejich kvetoucí lodyhy. Na každé lokalitě byly provedeny 2 až 3 transekty v závislosti na rozloze a heterogenitě lokality (příloha 2.A). Rozdílnost barev byla opět charakterizována pomocí jejich spekter vlnových délek (příloha 2.B), která byla promítnuta do modelů vidění včely medonosné a pestřenky trubcové.

2.4. Design vypouštěcího pokusu

V tomto experimentu byli na lokalitu K Handrkovu vypouštěni v zajetí odchovaní a označení jedinci *Eristalis tenax* (viz obrázek 6). U takto naivních jedinců byl sledován jejich výběr květů, který byl následně porovnáván s výběrem květů autochtonních „zkušených“ jedinců na lokalitě. Chování obou skupin bylo sledováno v pravidelné čtvercové síti 93 ploch o rozloze 4 × 4 m a vzdálenosti středů sousedních ploch 20 m, kde byly odečteny početnosti zkoumaných rostlin dle protokolu Janovského a kol. (2013).

2.4.1. Studovaný druh

Eristalis tenax, pestřenka trubcová, je běžný stěhovavý, kosmopolitně rozšířený druh patřící do čeledi pestřenkovitých (Syrphidae). Larvy se vyvíjejí v eutrofních vodách a místech s organickým znečištěním, např. na hnojištích, v močůvce či žumpách. Dospělci se živí nektarem a pylem a jsou významnými opylovači s vrozenou preferencí ke žluté barvě (např. Lunau a Wacht 1994; Sutherland, Sullivan, a Poppy 1999), avšak v přirozených podmínkách často upřednostňují i jiné barvy květů, např. fialovou (Janovský et al. 2013; Rajan et al. 2024). Jedná se o poměrně dlouho žijící druh pestřenky (dospělci se mohou dožít až 200 dní), který vytváří dvě generace za rok (Kendall a Stradling 1972).

2.4.2. Chov v zajetí

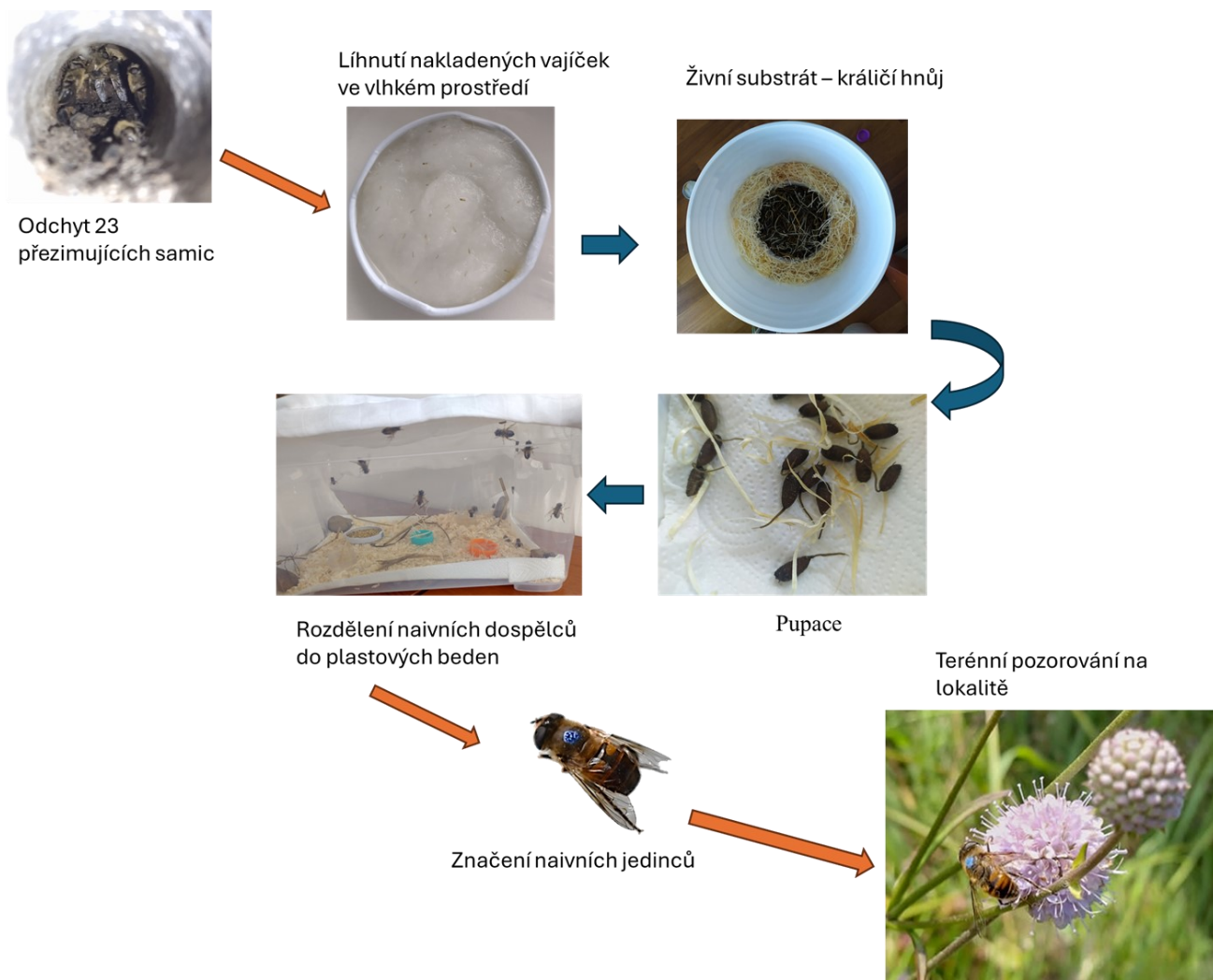
Chov *E. tenax* probíhal na základě postupu Nicholase a kol. (2018), mírně modifikovaného dle rad kolegů Evy Matouškové, Jakuba Štence, Kláry Daňkové a Tadeáše Ryšana. Nejprve bylo potřeba získat oplodněné samice pro založení kolonie z nakladených vajíček. Celkem bylo nalezeno 23 samic *E. tenax* na lokalitách Lom Alkazar (49.9504211N, 14.1245806E) a Tunel Na Kobyle (49.9138617N, 14.0817858E) v Českém krasu.

1. Samice byly umístěny do plastové nádoby a krmeny medem, včelím pylem, cukrem a 30% cukerným roztokem.
2. Pestřenky byly krmeny v pokojové teplotě ($21,5 \pm 2,5$ °C) po dobu 7 dní, poté byly v krabici vloženy na 3–4 dny do tmy do lednice s teplotou v rozmezí 8–10 °C.
3. Cykly byly takto střídány a při každém vyndání z lednice byla krabice zkontrolována, zda se v ní nenacházejí vajíčka, případně byla krabice umyta.
4. Nalezená vajíčka byla přenesena do malého množství vody z vodovodního řádu a ponechána v pokojové teplotě do vylíhnutí prvního instaru.

5. Po vylíhnutí byly larvy přeneseny do kbelíku o objemu 2,5 l obsahujícího 1 l králíčího hnoje a 1 l vody, přičemž kbelík byl vložen do většího kýble vystlaného pilinami.
6. Větší kýbl s pilinami byl určen pro třetí instar larev, ve kterém došlo k zakuklení, a byl přikryt látkou, aby nedošlo k úniku larev.
7. Obě nádoby byly uchovávány v pokojové teplotě mimo dosah přímého slunečního záření.
8. Každých 5–7 dní byly kbelíky kontrolovány a z pilin byly případně sebrány kukly, které byly přeneseny do menší plastové krabice k vykuklení.
9. Vykuklení jedinci byli poté přeneseni do větších plastových krabic o rozměrech 32 cm × 22 cm × 19 cm, opět vystlaných pilinami.
10. Dospělé pestřenky byly krmeny zejména rouskovaným včelím pylem a 30% cukerným roztokem, v jedné krabici bylo uchováváno max. 50 jedinců.
11. Den před vypuštěním byli jedinci označeni modrým fixem na označování včelích královen a ve večerních hodinách byli převezeni na lokalitu.

2.4.3. Terénní část experimentu

Označení jedinci byli v 5.00 hodin ráno umístěni přibližně doprostřed lokality a byl jim odkryt dostatečný průlet z transportní plastové krabice. Dvě hodiny od uvolnění průletu (tj. za dobu odhadovanou k aktivizaci pestřenek) začalo obcházení čtvercové sítě – celkem byli čtyři pozorovatelé obcházející ve stejném směru, s odlišnou startovní plochou v síti. V případě, že se ve čtverci nacházel jedinec *Eristalis tenax*, bylo vždy zaznamenáno, zda se jednalo o pestřenku označenou, či neoznačenou, dále pohlaví, navštívený druh rostliny, číslo čtverce a čas.



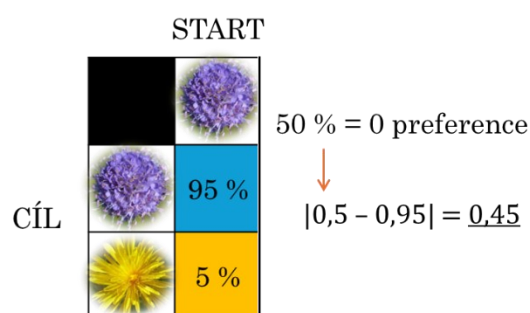
Obr. 6 – Schéma vypouštěcího experimentu

2.5. Analýza dat

Výstupem vidlovacího pokusu byla binomická proměnná nesoucí informaci, v jakém poměru si opylovači vybírali mezi květními kombinacemi startující z dané rostliny na daném typu lokality. Pro zjištění mechanismů – věrnosti a preference – bylo třeba tyto proměnné kvantifikovat pomocí následujících výpočtů.

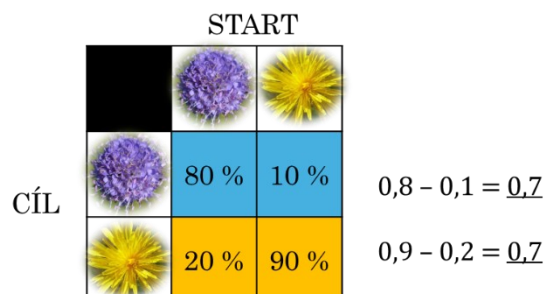
2.5.1. Kvantifikace preferencí, věrnosti a magnitudy preferencí

Preference, tedy v jaké míře opylovač preferuje daný květ, lze spočítat jako rozdíl podílu výběrů jedné z rostlin a jedné poloviny. Pokud je podíl výběrů menší než jedna polovina, je přítomna preference k danému druhu rostliny. Vzhledem k tomu, že jsem se ve své práci nezabývala otázkou preferencí jednotlivých opylovačů k jednotlivým rostlinám, ale zajímala mne pouze síla diskriminace mezi nabízenými druhy květů, pracovala jsem s absolutní hodnotou tohoto rozdílu.



Obr. 7 – Ukázka výpočtu preference, výsledkem je vysoká preference k čertkusu lučnímu

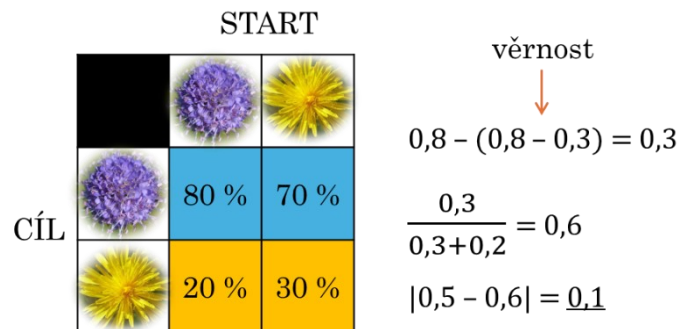
Věrnost byla definována jako rozdíl podílů výběrů dané rostliny opylovačem při startu ze stejné rostliny a z alternativní.



Obr. 8 – Ukázka výpočtu věrnosti, výsledkem je vysoká věrnost

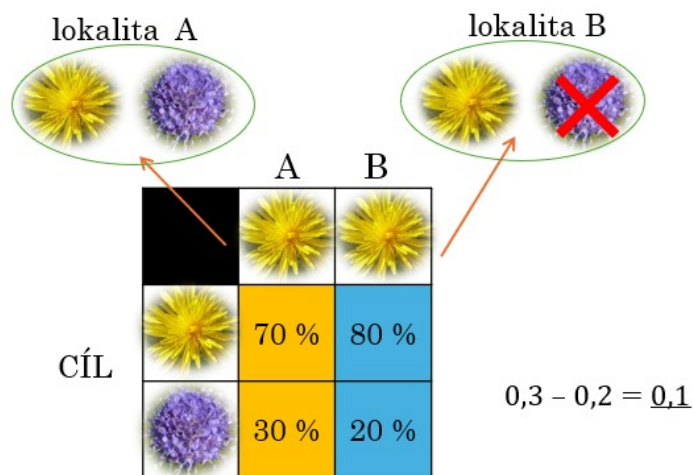
Pro tuto práci je také velmi cenná obecná informace, zda opylovač po odečtení vlivu věrnosti vykazuje ještě nějaké preference. Takto vzniklou proměnnou v této práci nazývám magnituda

preferencí, byla vypočtena kombinací předchozích dvou výpočtů. Zbylé výběry po odečtení věrnosti pro cíle 2 z obou startů byly přepočteny na procentuální osu a odečteny od jedné poloviny.



Obr. 9 – Ukázka výpočtu magnitudy preferencí, výsledkem je nízká magnituda preferencí

Všechny výše zmíněné výpočty byly pro podtyp A vidlovacího pokusu, tedy experiment, prováděny na jedné lokalitě s oběma druhy jako startovními rostlinami. U podtypu B byla zjišťována proměnná naučené preference, naopak věrnost ani magnituda preferencí z uspořádání pokusu zjišťovány být nemohly. Naučené preference byly spočteny jako rozdíl výběrů opylovače pro daný rostlinný druh, měřených na dvou různých lokalitách.



Obr. 10 – Ukázka výpočtu naučených preferencí, výsledkem je nízká přítomnost pozitivních naučených preferencí

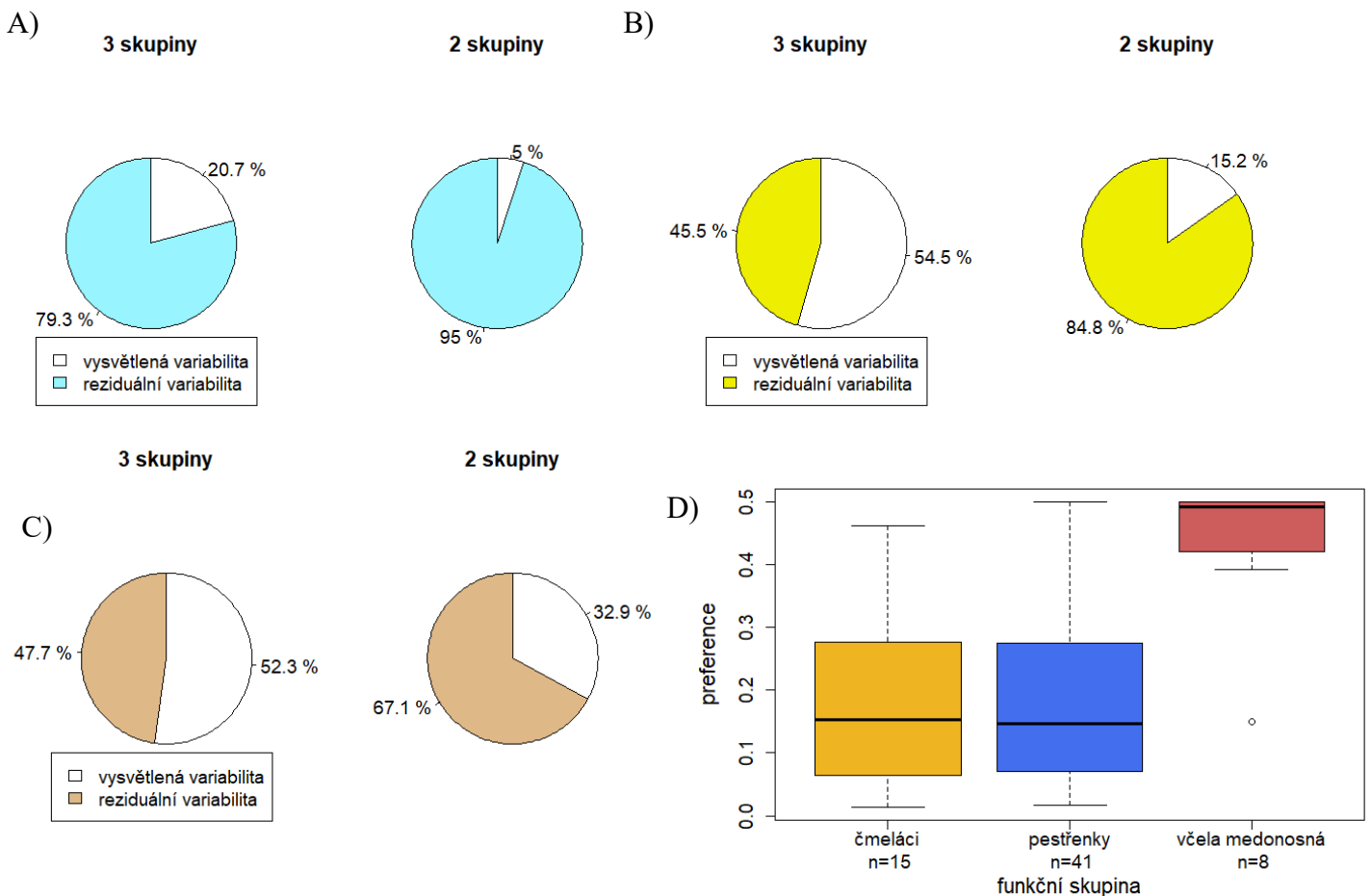
2.5.2. Testování hypotéz

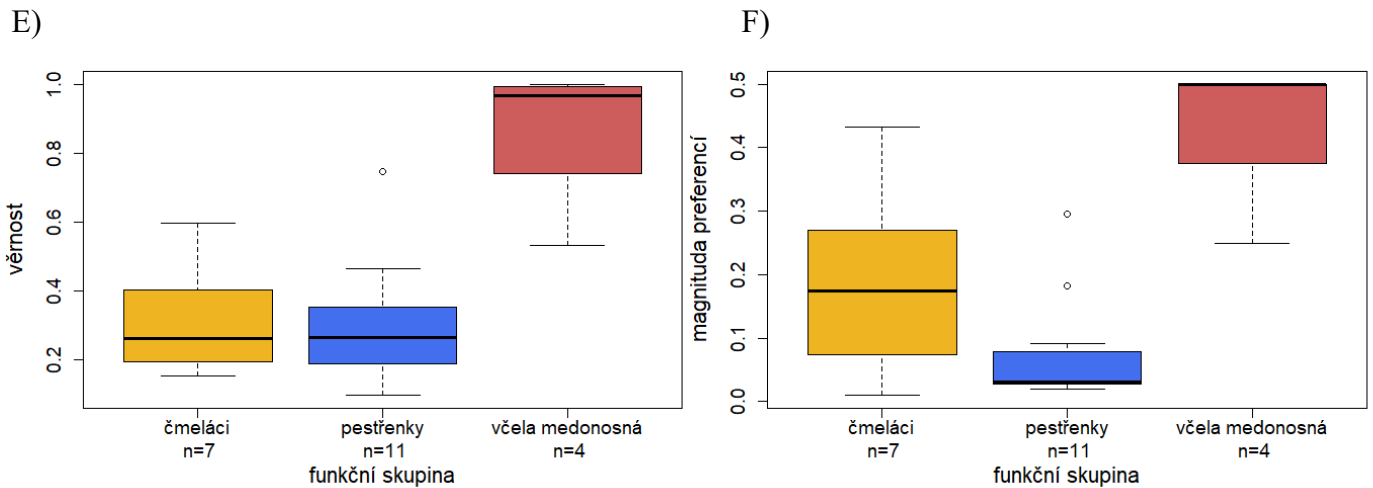
Veškeré následující statistické analýzy byly provedeny v prostředí programovacího jazyka R, verze 4.3.1 (dostupné na <https://www.r-project.org/>).

Pro analýzy byly ze sebraných dat vybrány pouze takové druhy opylovačů, které měly u každé (resp. u některých hypotéz u každé z dvojice) z potřebných květních kombinací alespoň 20 pozorovaných výběrů květů. Následující analýzy byly provedeny na datových souborech, které jsou k nahlédnutí v příloze 3.

Hypotéza 1.a. Včely vykazují vyšší míru věrnosti než pestřenky.

Do analýzy vstupovalo celkem 64 datových bodů v případě testování proměnné preference a 22 datových bodů v případě věrnosti a magnitudy preferencí. Tento 22bodový dataset byl použit i pro hypotézy H1.b., H1.c. i H3. Na základě výsledků předběžných analýz, které naznačovaly u čmeláků chování podobnější pestřenkám než včele medonosné, jsem se rozhodla porovnat množství variability vysvětlené modely při použití členění na dvě funkční skupiny (pestřenky × včely) a na tři funkční skupiny (pestřenky × čmeláci × včela medonosná). Daleko vyšší množství vysvětlené variability bylo nalezeno v případě tří funkčních skupin (grafy 3.A–C), proto byla do modelu nakonec použita právě tato varianta. Hypotéza byla u všech tří závislých proměnných testována jednocestnou analýzou variance ANOVA na proměnných preference, věrnost a magnituda preferencí. Osa y byla kvůli zachování předpokladu homogenity rozptylu a normality rozdělení reziduálů vždy odmocněna.





Grafy 3.A–F – Porovnání vysvětlené versus reziduální variability mezi 2 nebo 3 funkčními skupinami pro jednotlivé závislé proměnné (A–C). Porovnání rozložení datových bodů u tří funkčních skupin pro jednotlivé závislé proměnné (D–F).

Tělo krabicového diagramu vymezuje mezikvartilové rozpětí, střední linka vymezuje medián, koncové linky minimum a maximum.

Hypotéza 1.b. *V rámci skupiny opylovačů budou menší rozdíly v míře věrnosti a magnitudy preferencí než mezi skupinami.*

Do analýzy vstupoval 22bodový dataset použitý v předchozí hypotéze 1.a. K ověření této hypotézy byla použita metoda Variance Component Analysis (např. Crawley 2002). Varianční komponenty pro funkční skupiny a uvnitř nich byly počítány dle následujících vzorců:

$$VarComp_{skup} = \frac{MS_{skup} - MS_{rezid}}{\frac{n}{k}}$$

$$VarComp_{rezid} = MS_{rezid}$$

skup – variabilita mezi skupinami, rezid – variability uvnitř skupiny, MS – Mean Square z tabulky rozkladu variance z analýzy pro test hypotézy 1.a, n – počet pozorování, k – počet funkčních skupin

Byla tak porovnána variabilita mezi třemi funkčními skupinami i uvnitř funkčních skupin pro preferenci, věrnost a magnitudu preferencí.

Hypotéza 1.c. Preference a věrnost jsou na sobě nezávislé (mohou nastat všechny možné kombinace).

Do analýzy opět vstupoval 22bodový datový soubor. Vztah věrnosti a magnitudy preferencí pro všechny pozorované opylovače byl zkoumán pomocí testu rozdílnosti neparametrického Kendallova korelačního koeficientu (Kendallov τ) od nuly.

Hypotéza 1.d. Mezi pohlavími se budou opylovači lišit v míře preferencí a věrnosti v důsledku svých odlišných životních strategií.

Jelikož záznam pohlaví nebyl prioritním cílem pokusu, byl konečný počet pozorování pro rozdíly mezi pohlavími u většiny opylovačů nedostatečný. Pouze u dvou druhů pestřenek (*E. interruptus* a *E. tenax*) byl počet pozorování u některých kombinací rostlin u obou pohlaví vyšší než 30. Čtyři případy splňující tuto podmínku byly otestovány proporčním testem.

Hypotéza 1.e. Meziroční variabilita nemá významný vliv na míru věrnosti a preferenci opylovačů.

Pro účely změření míry vlivu sezóny na věrnost a preferenci bylo potřeba nasbírat dostatečný počet pozorování ($n > 50$) pro každého opylovače u dané květní kombinace v daném roce. Povedlo se to u tří druhů opylovačů (*E. tenax*, *B. lapidarius* agg. a *B. pascuorum*), testovány tak byly pomocí proporčních testů rozdíly výběrů těchto opylovačů pocházející vždy z let 2022 a 2023.

Byla též ověřena roční variabilita květní nabídky na lokalitě Na nové kopanině (ve stejných letech jako u testování opylovačů), kde probíhal sběr dat pro *E. tenax*. Rozdíl mezi lety byl v tomto případě testován pomocí neparametrického Wilcoxonova párového testu.

Hypotéza 2.a. Preference k jednotlivým rostlinným druhům jsou závislé na předchozí zkušenosti opylovače s nimi.

Do této analýzy vstupovalo celkem devět datových bodů. Z toho 2 datové body pro čmeláky, 3 pro včelu medonosnou a 7 pro pestřenky, nicméně počet pozorování nebyl dostatečný pro jakékoliv testování.

Vliv květní nabídky na lokalitách byl ověřen kvalitativně, posouzením barevné podobnosti ostatních rostoucích květů k importovanému čertkusu lučnímu. Barevná podobnost byla definovaná jako vzdálenost, mezi květem na lokalitě a čertkusem lučním v květním modelu, která je menší nebo rovna hodnotě schopnosti rozpoznání opylovače. U včely medonosné je tato hodnota definována na 0,1 (Lars Chittka 1992). U pestřenek se oproti tomu předpokládá

kategorické barevné vidění, proto uvnitř těchto kategorií nejsou schopné diskriminovat barvy, ale pouze mezi nimi (Troje 1993).

V případě, že byly některé druhy na lokalitě zjištěny jako podobné čertkusu, byla sečtena jejich denzita květů a byla porovnána s denzitou alternativního druhu, který byl součástí květní kombinace společně s čertkusem. Květní nabídka byla posouzena u lokalit: Na Kratinách, Za hřbitovem, U kostela sv. Jana Křtitele a Údolí Vrchlice. Na nové kopanině byl pouze ověřen výskyt barevně podobných druhů k čertkusu a U Trnové nebyla květní nabídka testována vůbec, a to z důvodu chybějících dat o denzitě květní nabídky z dané sezóny (data byla sbírána za účelem jiného pokusu v roce 2012).

Hypotéza 3. Schopnost rozlišovat barvy květů má vliv na věrnost i preference opylovačů.

Do analýzy opět vstupovaly stejné datové soubory jako v H1.a. Byl testován vliv proměnné nepodobnost květů na proměnné – preference, věrnost a magnituda preferencí – pomocí lineární regrese s prediktorem skupina – včely s. 1. a pestřenky. V případě testování magnitudy preferencí bylo potřeba odstranit z analýzy jeden odlehlý bod (20. řádek) pro splnění předpokladu modelu.

Proměnná nepodobnost květů byla definována jako vzdálenost mezi dvěma květy v kombinaci v modelech vidění. Čím více byly květy od sebe v modelu vzdáleny, tím méně je opylovač vnímal jako barevně podobné a mnohem lépe mezi nimi mohl dokázat diskriminovat.

Hypotéza 4. Pestřenka trubcová upřednostňuje více květy z naučených než z vrozených preferencí.

Z důvodu masivního úhynu v rámci chovu, ale také transportu naivních jedinců na lokalitu se nepodařilo nasbírat dostatečné množství záznamů ($n = 3$) pro jakékoliv testování.

3. Výsledky

3.1. Vidlovací pokus

Celkem bylo sebráno 6 340 datových bodů (jednotlivých zaznamenaných výběrů jednoho z nabízených květů) během osmi let pozorování, nejvíce v letech 2011 a 2023 (tabulka 3). Pro analýzy byla použita pozorování pro 11 druhů opylovačů na 15 květních kombinací (celkem 14 rostlinných druhů). U jednotlivých druhů opylovačů se podařilo nasbírat odlišné počty kombinací. Nejvíce u pestřenky *Eristalis interruptus* (10 květních kombinací), *E. arbustorum* a *Apis mellifera* (5 květních kombinací), k nahlédnutí v příloze 4.

Tabulka 3 – Počet pozorování pro jednotlivé druhy opylovačů v letech

Rok a termín	2010	2011	2012	2014	2015	2022	2023	2024	celkem
Opylovač	NA	15.8.- 25.8.	23.8.	18.8.- 26.8.	21.8.	12.8.- 19.8.	8.8.- 21.8.	14.8.- 20.8.	<i>x</i>
<i>Apis mellifera</i>	1	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	13	221	285	275	795
<i>Bombus lapidarius</i> agg.	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	34	<i>x</i>	191	318	99	642
<i>Bombus pascuorum</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	9	<i>x</i>	127	150	259	545
<i>Bombus terrestris</i> agg.	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	27	28	18	98	172	343
<i>Eristalis arbustorum</i>	<i>x</i>	291	35	<i>x</i>	<i>x</i>	104	16	4	450
<i>Eristalis interruptus</i>	160	803	489	<i>x</i>	<i>x</i>	154	26	49	1681
<i>Eristalis intricaria</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	<i>x</i>	43	3	3	49
<i>Eristalis pertinax</i>	12	189	<i>x</i>	<i>x</i>	6	<i>x</i>	7	7	221
<i>Eristalis tenax</i>	153	215	66	<i>x</i>	24	253	358	106	1175
<i>Helophilus trivittatus</i>	96	<i>x</i>	86	<i>x</i>	<i>x</i>	31	10	100	323
<i>Sericomyia silentis</i>	5	<i>x</i>	<i>x</i>	60	<i>x</i>	33	18	<i>x</i>	116
celkem	427	1498	676	130	71	1175	1289	1074	6340

3.1.1. Věrnost a preference opylovačů

Hypotéza 1.a. Včely vykazují vyšší míru věrnosti než pestřenky.

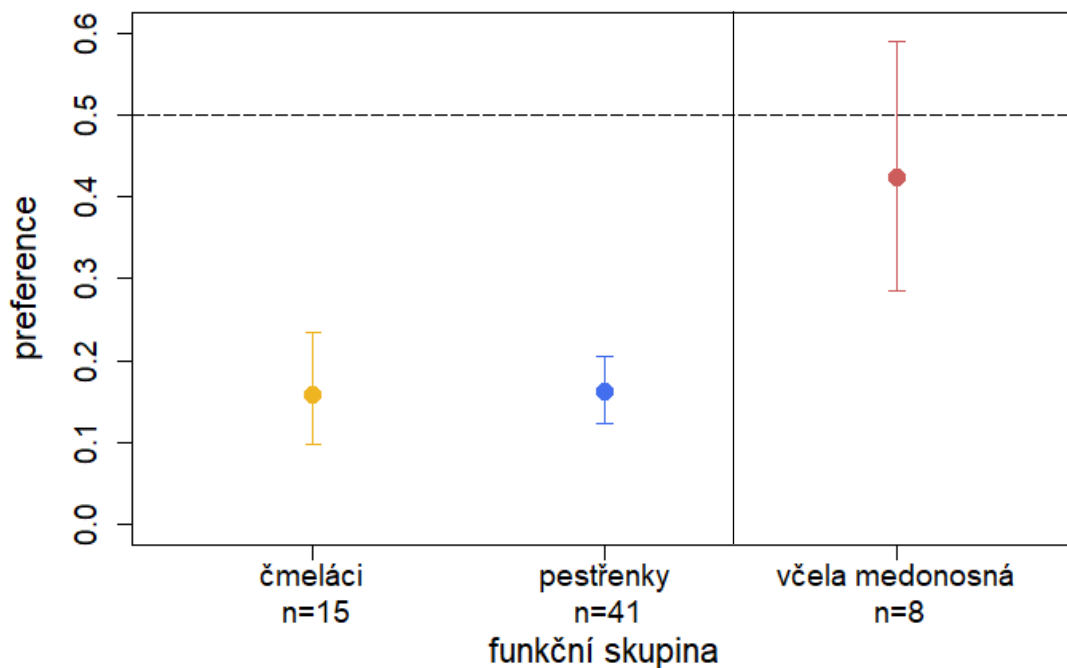
V rámci této hypotézy bylo zjištěno, že včela medonosná vykazuje vysokou míru preference, věrnosti a magnitudy preferencí ve srovnání se zbývajícími dvěma skupinami, které byly testovány. Tyto výsledky naznačují, že včely medonosné mají silné preference, které se projevují v jejich chování a výběru zdrojů potravy. Nicméně, tyto závěry nelze ověřit pomocí modelu, jelikož funkční skupina *včela medonosná* nesplnila předpoklady a byla vyloučena z analýzy (v grafech 4–6 zobrazena pouze pro ilustraci).

Rozdíl mezi čmeláky a pestřenkami byl nalezen pouze v preferencích, zatímco ve věrnosti a magnitudě preferencí nebyly významně odlišné (tabulka 4).

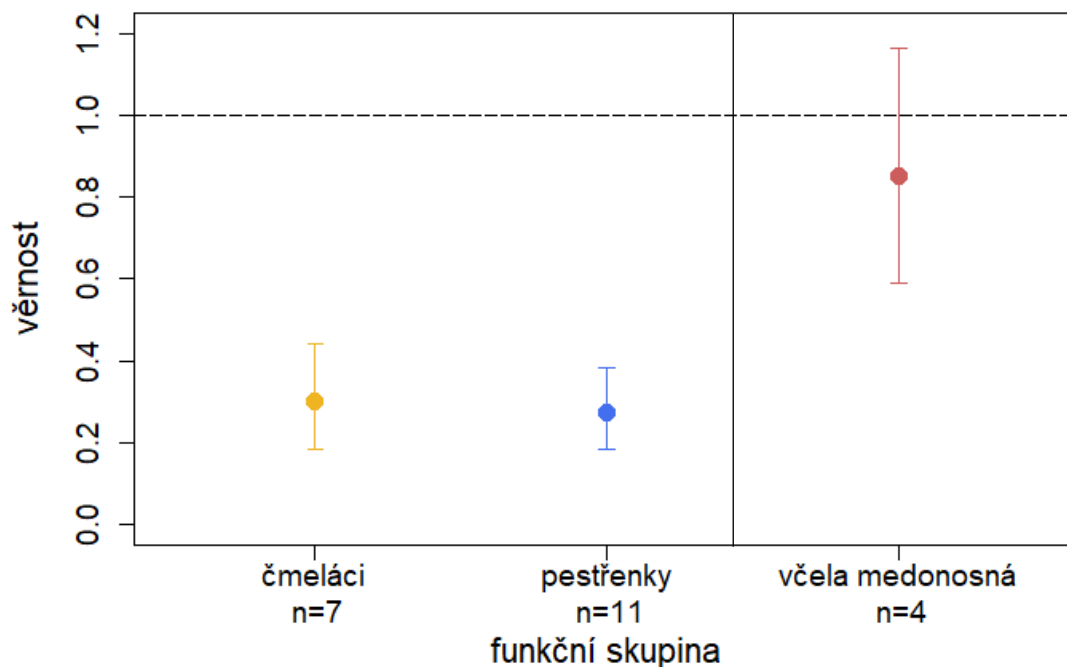
Tabulka 4 – Výsledky jednocestné analýzy variance posuzující rozdíly mezi funkčními skupinami u proměnných: věrnost, magnituda preferencí a preference. Model bez funkční skupiny *včela medonosná*.

n.s. – není významný; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

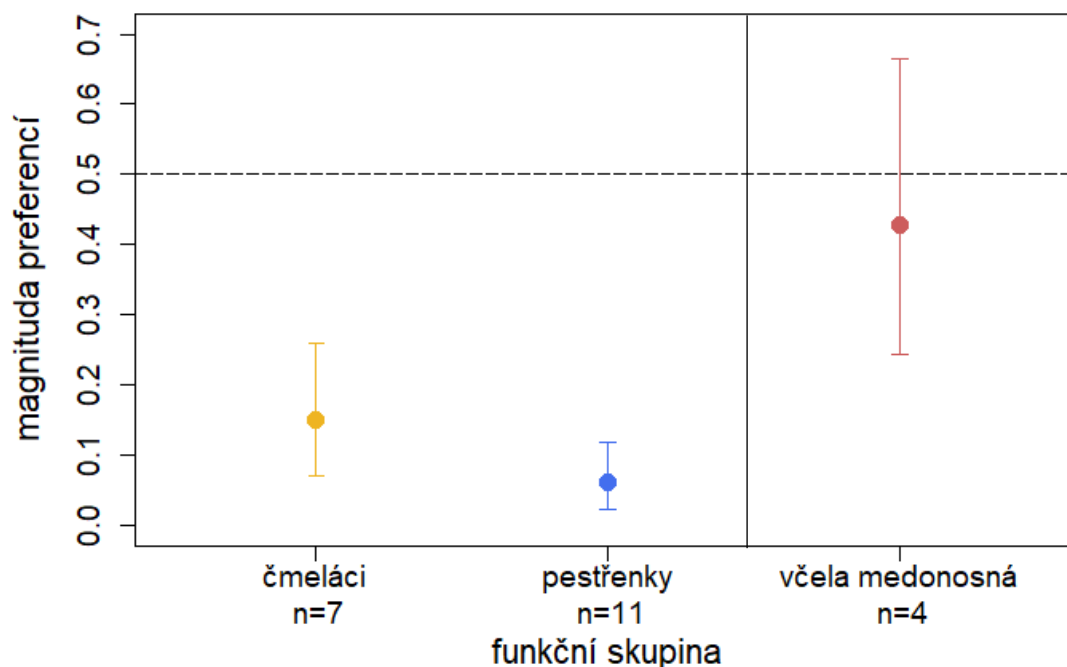
Proměnná	Stupně volnosti	F hodnota	p hodnota
preference	63	7.96	$p < 0.001$
věrnost	17	0.094	n.s.
magnituda preferencí	17	3.209	n.s.



Graf 4 – Rozdíly v preferencích funkčních skupin. Chybové úsečky značí 95% konfidenční interval (CI95). CI95 u *včely medonosné* přesahuje definiční obor v důsledku výrazně non-normální distribuce datových bodů.



Graf 5 – Rozdíly ve věrnosti funkčních skupin. CI95 u *včely medonosné* přesahuje definiční obor v důsledku výrazně non-normální distribuce.



Graf 6 – Rozdíly v magnitudě preferencí funkčních skupin. CI95 u včely medonosné přesahuje definiční obor v důsledku výrazně non-normální distribuce.

Hypotéza 1.b. *V rámci skupiny opylovačů budou menší rozdíly v míře věrnosti a magnitudy preferencí než mezi skupinami.*

Na základě výsledků z VCA se ukázalo, že vyšší variabilita je uvnitř skupiny než mezi skupinami (tabulka 5-7). Vysoká heterogenita skupin byla zaznamenána v případě preference a magnitudy preferencí, u věrnosti byly jednotlivé skupiny opylovačů konstantnější ve svém chování (graf 7).

Tabulka 5 – Výsledky VCA pro proměnnou preference

rod – variabilita mezi funkčními skupinami, rezid – variabilita uvnitř f. skupiny, SS – součet čtverců, MS – součet čtverců dělený stupni volnosti pro danou hladinu variability, VarComp – hodnoty varianční komponenty

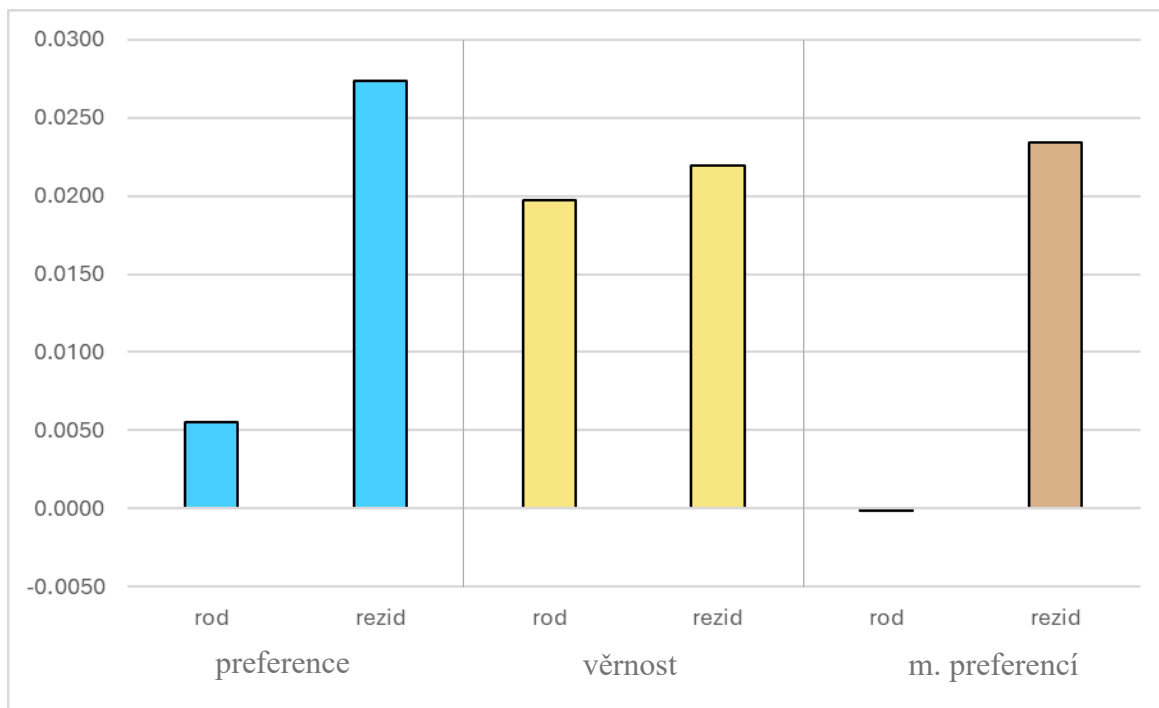
Prediktor	D.f.	SS	MS	VarComp
rod	2	0.4353	0.1451	0.0055
rezid	61	1.6672	0.0273	0.0273

Tabulka 6 – Výsledky VCA pro proměnnou věrnost. Užití zkratky jsou stejné jako u tabulky 5.

Prediktor	D.f.	SS	MS	VarComp
rod	2	0.4998	0.1666	0.0197
rezid	19	0.4172	0.0220	0.0220

Tabulka 7 – Výsledky VCA pro proměnnou magnituda preferencí. Užití zkratky jsou stejné jako u tabulky 5.

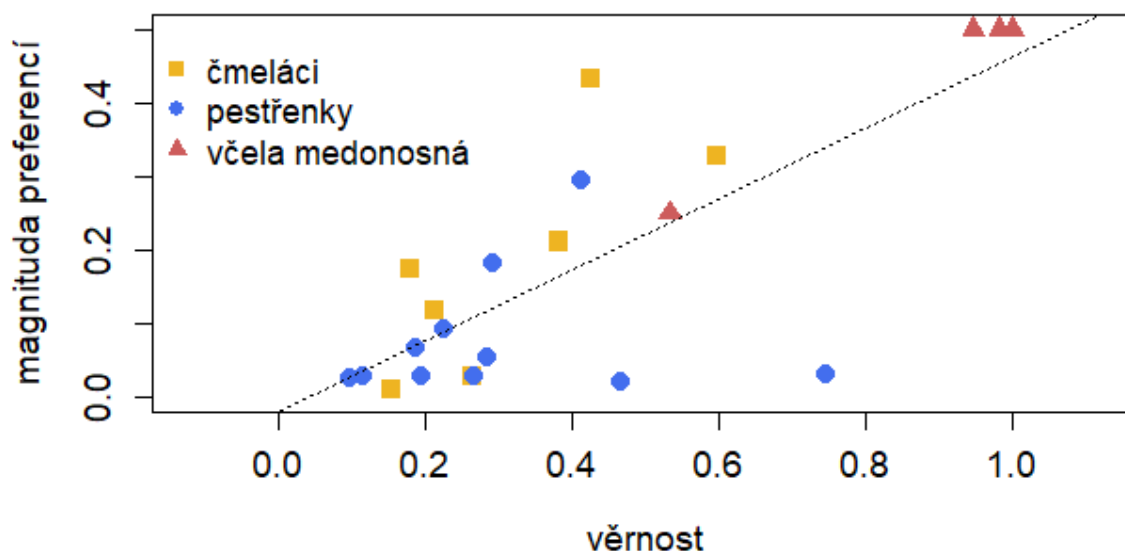
Prediktor	D.f.	SS	MS	VarComp
rod	2	0.4888	0.0222	-0.0002
rezid	19	0.4453	0.0234	0.0234



Graf 7 – Meziskupinový vs. vnitroskupinový rozdíl u proměnných: preference, věrnost a magnituda preferencí. rod – rozdíl mezi funkčními skupinami, rezid – uvnitř f. skupiny

Hypotéza 1.c. Preference a věrnost jsou na sobě nezávislé (mohou nastat všechny možné kombinace).

Analýza pomocí testu neparametrického korelačního koeficientu (Kendalovo tau) ukázala statisticky významný výsledek s $p < 0.001$. Byl tak nalezen patrný vzorec, kdy věrné zvíře zároveň vykazovalo i vysokou magnitudu preferencí (graf 8). Pouze v několika případech, konkrétně u pestřenek, byla zaznamenána vysoká míra věrnosti bez významné magnitudy preferencí.



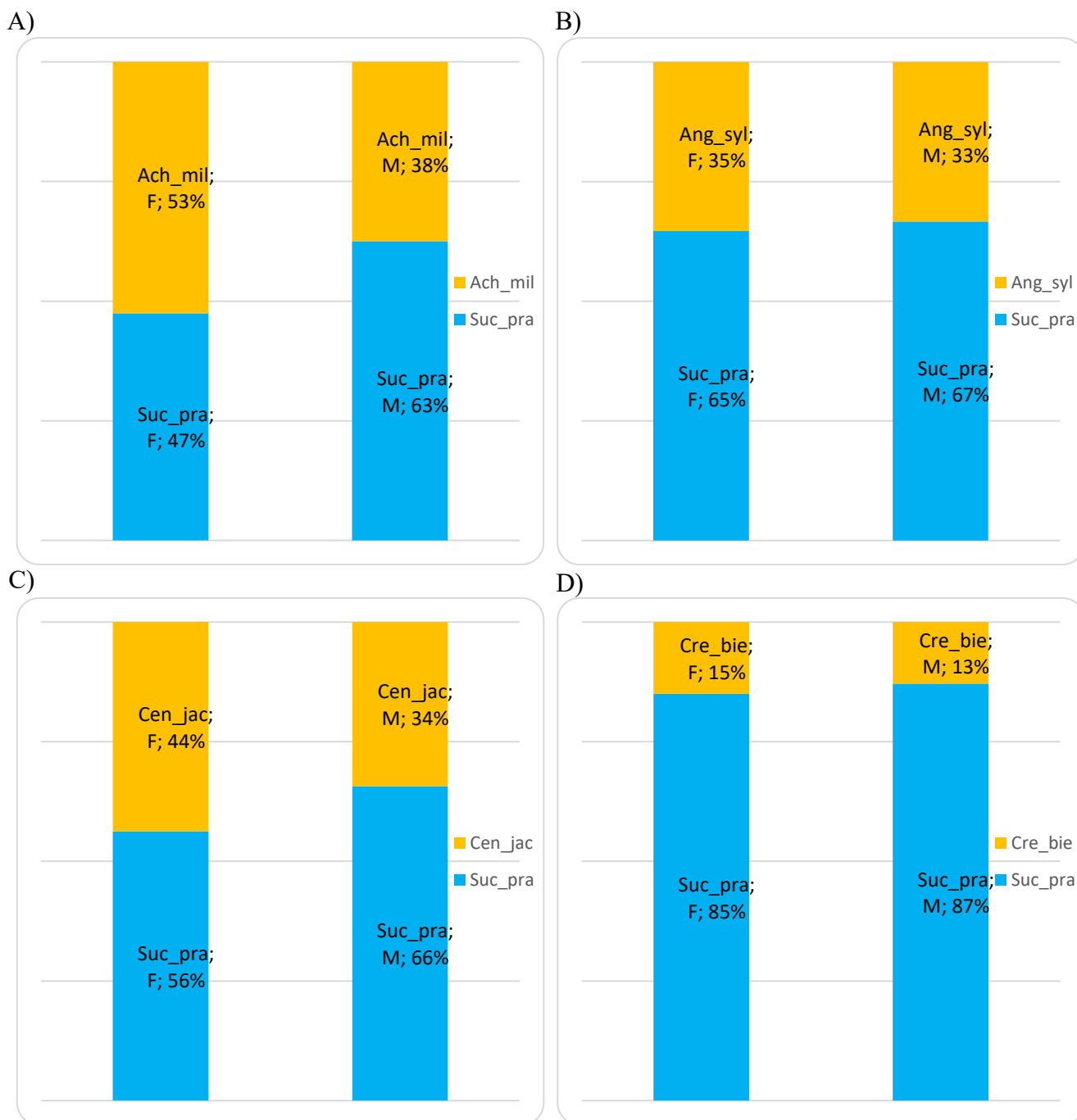
Graf 8 – Vztah magnitudy preferencí a věrnosti. Df = 21, $p < 0.001$

Hypotéza 1.d. *Mezi pohlavími se budou opylovači lišit v míře preferencí a věrnosti v důsledku svých odlišných životních strategií.*

Výsledky znázorněné v tabulce 8 a grafu 9 ukazují, že žádný ze čtyř proporčních testů nevyšel signifikantně, tudíž nebyl nalezen rozdíl ve výběrech opylovačů mezi pohlavím.

Tabulka 8 – Výsledky proporčních testů v případě testování vlivu pohlaví na výběr opylovače (u počtu pozorování jsou uváděny nejprve údaje pro samičky a poté pro samečky)

Opylovač	Počet pozorování	Květní kombinace	p hodnota
<i>Eristalis interruptus</i>	99/80	Suc pra × Ach mil	n.s.
<i>Eristalis interruptus</i>	98/56	Ang syl × Ach mil	n.s.
<i>Eristalis tenax</i>	48/67	Suc pra × Cen jac	n.s.
<i>Eristalis tenax</i>	80/70	Suc pra × Cre bie	n.s.



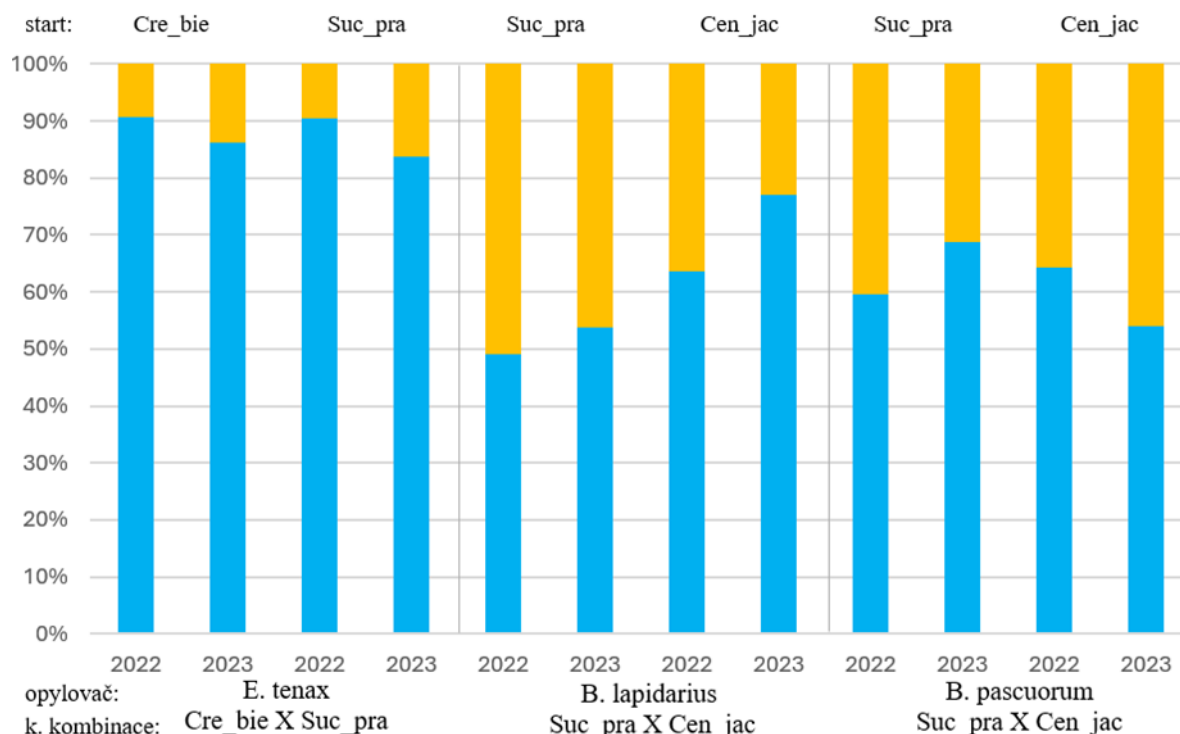
Grafy 9.A–D – Rozdíly ve výběrech mezi pohlavími u *Eristalis interruptus* (A-B) a *E. tenax* (C-D). Startovní rostlina je vždy *Succisa pratensis*.

Hypotéza 1.e. Meziroční variabilita nemá významný vliv na míru věrnosti a preferenci opylovačů.

Vliv sezóny se neukázal jako významný faktor pro chování opylovačů, jelikož žádný z testovaných případů nevyšel signifikantně (tabulka 9). Přestože jisté odchylky v chování mezi lety byly u opylovačů nalezeny, bylo tomu tak pouze v malé míře (graf 10). Oproti tomu analýza pomocí neparametrického Wilcoxonova párového testu ukázala signifikantní rozdíl ($p < 0.05$) mezi lety v květní nabídce lokality Na nové kopanině, kde byla pozorována *E. tenax* (graf 11).

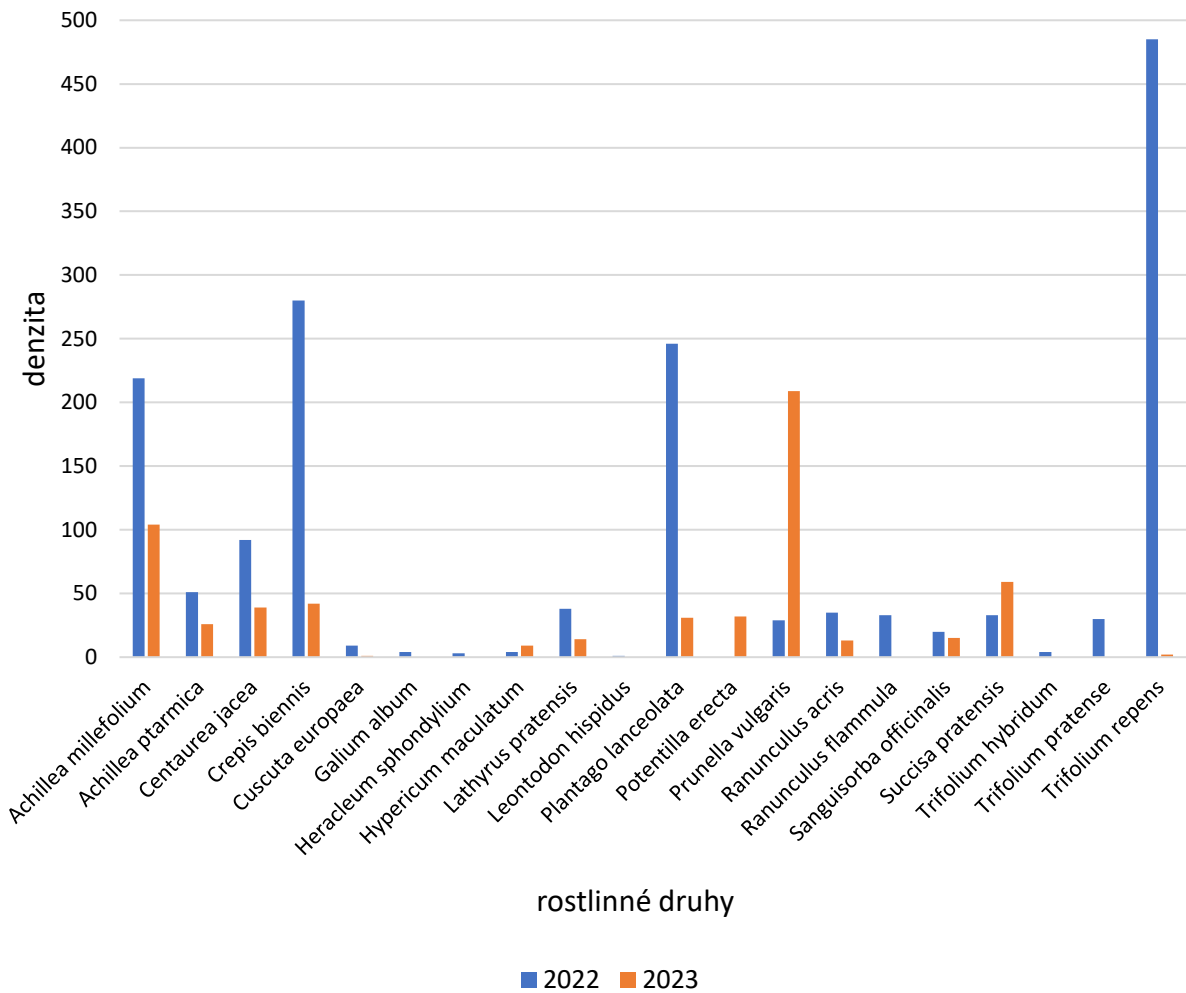
Tabulka 9 – Výsledky proporčních testů v případě testování vlivu sezóny na výběr opylovače (u počtu pozorování jsou uváděny nejprve údaje pro rok 2022 a poté pro rok 2023)

Opylovač	Počet pozorování	Květní kombinace	p hodnota
<i>Bombus lapidarius</i> agg.	57/78	Suc_pra × Cen_jac	n.s.
<i>Bombus lapidarius</i> agg.	44/76	Cen_jac × Suc_pra	n.s.
<i>Bombus pascuorum</i>	57/64	Suc_pra × Cen_jac	n.s.
<i>Bombus pascuorum</i>	70/76	Cen_jac × Suc_pra	n.s.
<i>Eristalis tenax</i>	54/80	Cre_bie × Suc_pra	n.s.
<i>Eristalis tenax</i>	63/92	Suc_pra × Cre_bie	n.s.



Graf 10 – Rozdíly ve výběrech mezi roky 2022 a 2023 u tří druhů: *Eristalis tenax*, *Bombus lapidarius* a *B. pascuorum*. Byly použity dvě květní kombinace *Crepis biennis* × *Succisa*

pratensis a *Succisa pratensis* × *Centarurea jacea*. Znázorněny jsou výběry z obou startů, přičemž modrá barva znázorňuje vždy opětovný (věrný) výběr pro startovní rostlinu a žlutá výběr jiného druhu.

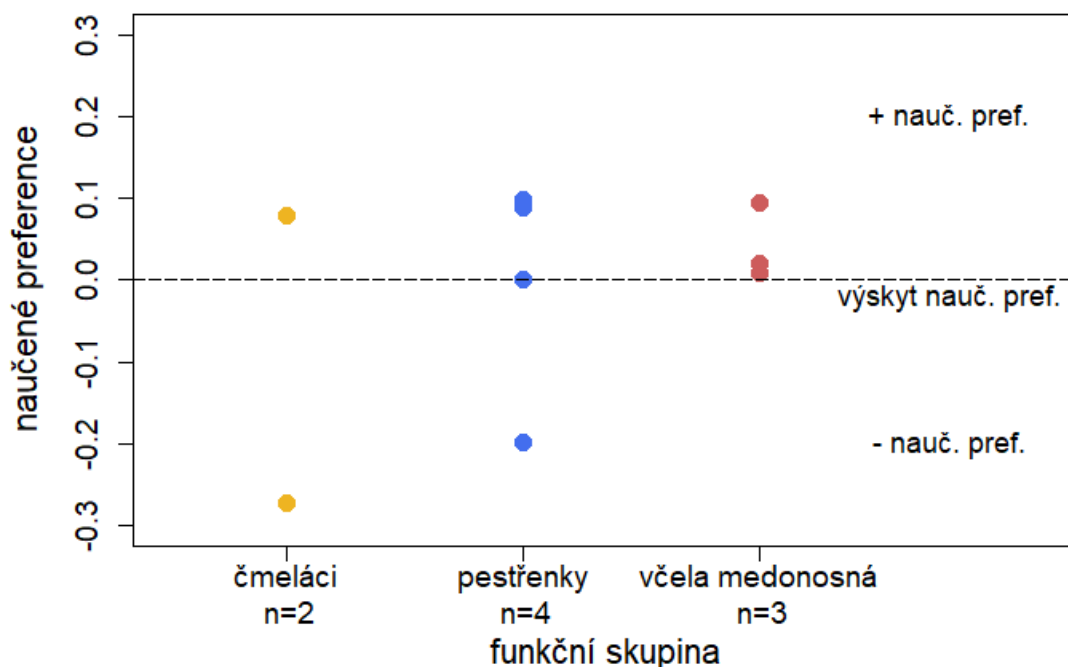


Graf 11 – Rozdíl v denzitě rostlinných druhů (počet kvetoucích lodyh v transektech) mezi lety 2022 a 2023 na lokalitě Na nové kopanině. Zdrojová data k nahlédnutí v příloze 5.A

3.1.2. Vliv předchozích zkušeností na chování opylovačů

Hypotéza 2.a. Preference k jednotlivým rostlinným druhům jsou závislé na předchozí zkušenosti opylovače s nimi.

Z důvodu nízkého počtu pozorování nebyl proveden žádný statistický test. Nicméně graf 12 znázorňuje rozmanitou míru naučených preferencí u opylovačů. U čmeláků ($n = 2$) i pestřenek ($n = 4$) byly nalezeny jak pozitivní naučené preference, tak i negativní. U pestřenek byl dokonce zaznamenán výskyt chování bez přítomnosti naučených preferencí. Naopak u včely medonosné ($n = 3$) byly všechny případy značící pozitivní naučené preference.



Graf 12 – Naučené preference podle funkčních skupin

V rámci posouzení vlivu květní nabídky na lokalitách na naučené preference opylovačů byla nazelena barevná podobnost místních druhů k čertkusu na všech lokalitách, kde k tomu byla nasbírána potřebná data (tabulka 10). Navíc se barevně obdobné druhy nacházely ve srovnatelných početnostech jako alternativní druh v pokusné květní kombinaci.

Tabulka 10 – Posouzení barevné podobnosti květů na lokalitách k čertkusu lučnímu a posouzení, zda je denzita (počet kvetoucích lodyh na lokalitě) srovnatelná k alternativnímu zkoumanému druhu. Hodnoty x – data nebyla k dispozici.

Tabulky s konkrétními denzitami jednotlivých druhů na lokalitách jsou k nahlédnutí v příloze 5.B-E.

lokalita	květní kombinace	druh opylovače	barevná podobnost	srovnatelná denzita
Za hřbitovem	Ach_mil	<i>E. arbustorum</i>	ANO	ANO
Za hřbitovem	Ach_mil	<i>E. interruptus</i>	ANO	ANO
Na Kratinách	Cen_jac	<i>A. mellifera</i>	ANO	ANO
Na Kratinách	Cen_jac	<i>B. lapidarius</i>	ANO	ANO
U kostela sv. Jana Křtitele	Cre_bie	<i>A. mellifera</i>	ANO	ANO
U kostela sv. Jana Křtitele	Cre_bie	<i>E. tenax</i>	ANO	ANO
Údolí Vrchlice	Bet_off	<i>B. pascuorum</i>	ANO	ANO
Na nové kopanině	Hyp_mac	<i>A. mellifera</i>	ANO	x
U Trnové	Ang_syl	<i>E. interruptus</i>	x	x

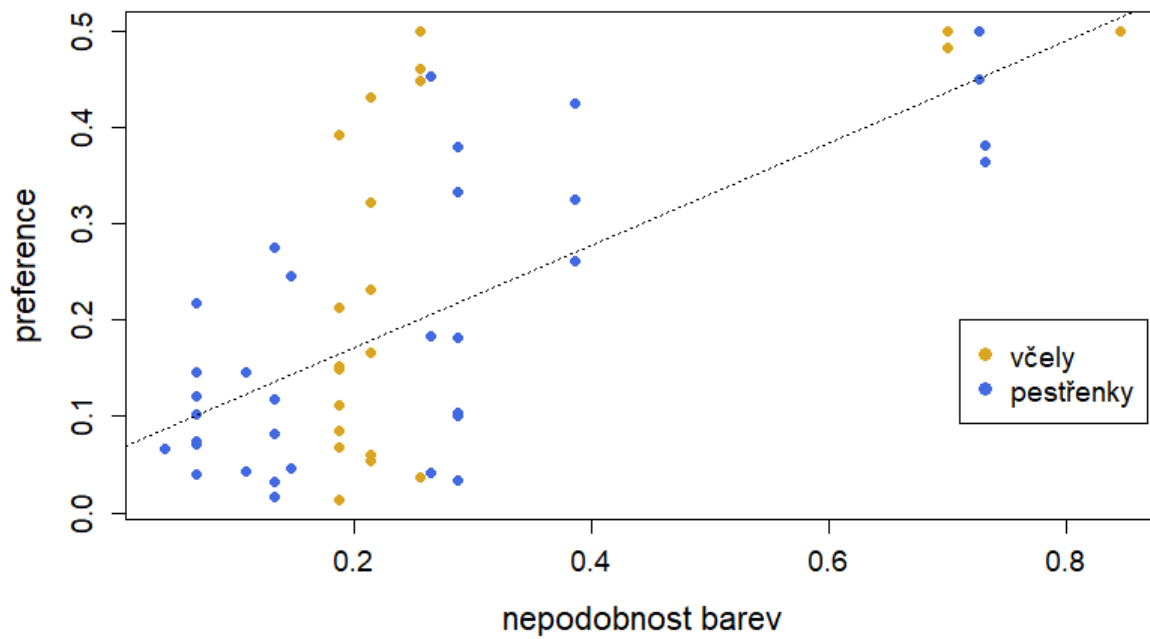
3.1.3. Rozlišovací schopnosti opylovačů

Hypotéza 3. Schopnost rozlišovat barvy květů má vliv na věrnost i preference opylovačů.

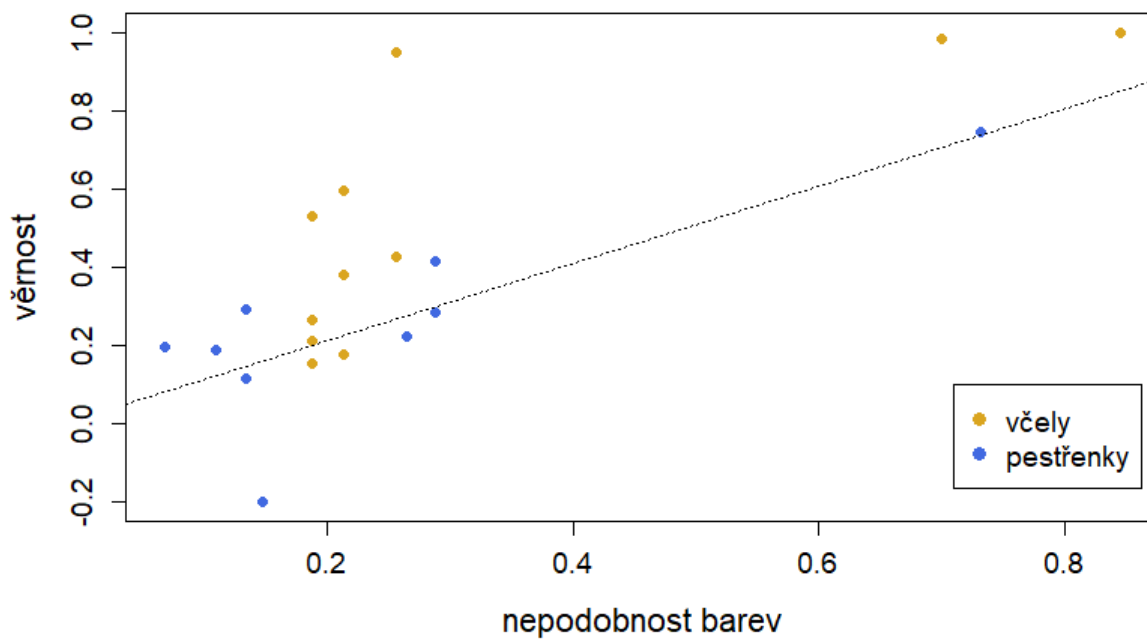
Výsledky lineární regrese ukazují závislost preferencí, věrnosti i magnitudy preferencí na nepodobnosti květů, tedy na schopnosti opylovačů rozlišovat barvy (tabulka 11). V zásadě, čím více si byly květy nepodobné, tím spíše vykazovali opylovači silnou preferenci i věrnost k daným květům. Platilo to jak pro včely, tak pro pestřenky, nicméně u včel byl tento trend významnější. U pestřenek bylo chování obecně méně ovlivněno rozdílnou barevností květů než u včel (grafy 13-15).

Tabulka 11 – Výsledky lineární regrese k posouzení vztahu mezi barevnou nepodobností květů a chováním opylovačů – proměnné preference, věrnost a magnituda preferencí. Funkční skupina byla prediktorem.

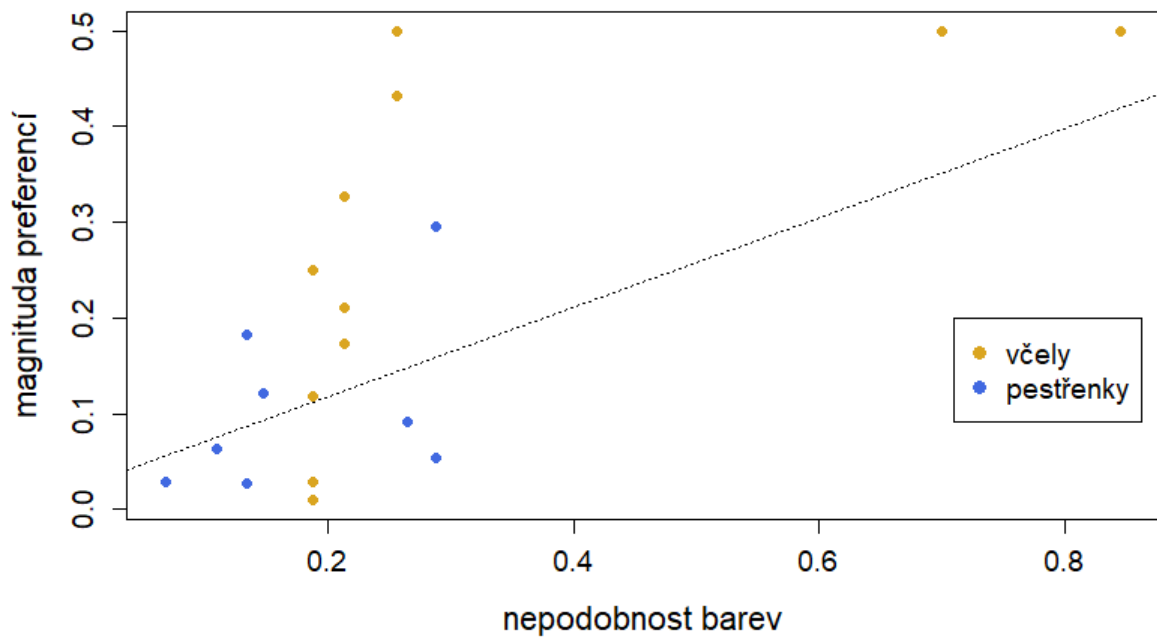
Proměnná	Stupně volnosti	Koeficient	p hodnota
preference	53	0.528636	p < 0.0001
věrnost	16	0.98776	p < 0.001
magnituda preferencí	15	0.46682	p < 0.01



Graf 13 – Vztah mezi barevnou nepodobností květů a preferencemi opylovače



Graf 14 – Vztah mezi barevnou nepodobností květů a věrností opylovače



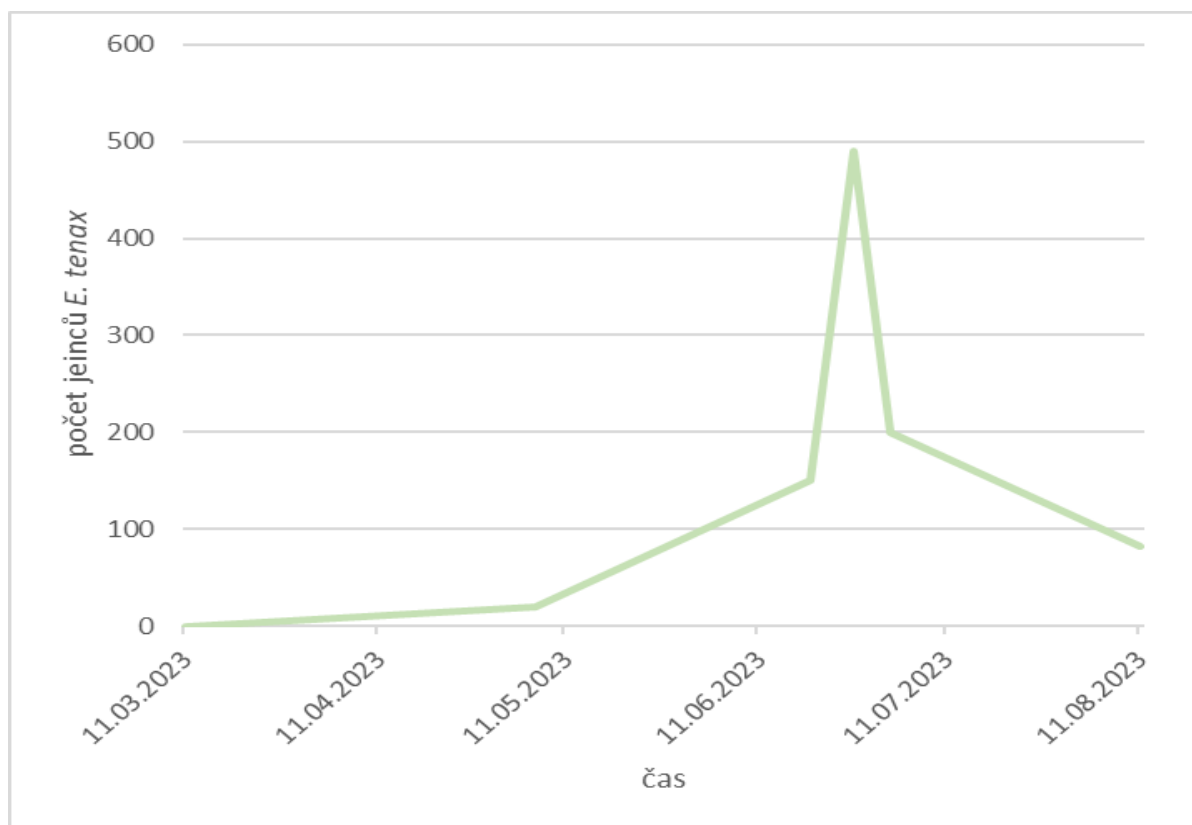
Graf 15 – Vztah mezi barevnou nepodobností květů a magnitudou preferencí opylovače

3.2. Vypouštěcí pokus

12. března 2023 byl zahájen chov naivních jedinců *Eristalis tenax* odchytom 23 v té době hibernujících samic. První snůška se uskutečnila 12. 4. 2023 a od té doby samice kladly pravidelně zhruba 50–100 vajíček na snůšku. Kuklení larev začalo počátkem května 2023. Během června došlo ke strmému nárůstu počtu jedinců a začátkem července bylo dosaženo maximálního počtu jedinců (cca 490 jedinců, graf 16). Nicméně, během července začalo docházet též k úhynu některých jedinců a přibližně 14 dní před zahájením terénního pokusu byl pokles velmi dramatický. I přes nulové ztráty během značení barevným fixem a převozu na lokalitu bylo k terénnímu pokusu k dispozici jen 83 jedinců.

V průběhu terénního pokusu byla zaznamenána pouze tři pozorování. Další jedinci byli pozorováni na blízké lokalitě Na nové kopanině, avšak významná část jedinců zůstala v bezprostřední blízkosti místa vypuštění s nulovou aktivitou.

Možné příčiny neúspěchu chovu jedinců a terénní části jsou rozebrány v diskusi.



Graf 16 – Počet naivních jedinců *E. tenax* v čase

4. Diskuze

Tato práce se zaměřila na prozkoumání věrnosti a preferencí opylovačů v lučních ekosystémech ve středních Čechách s cílem navýšit poznání v této oblasti. V následujícím textu jsou diskutovány výsledky ve vztahu k jednotlivým hypotézám.

4.1. Věrnost a preference opylovačů

Hypotéza 1.a. *Včely sensu lato vykazují vyšší míru věrnosti než pestřenky.*

Výsledky jsou s hypotézou pouze částečně kongruentní.

Z výsledků vyplývá, že včela medonosná vykazuje nejen vyšší věrnost, ale i vyšší preferenční chování než čmeláci a pestřenky. Na druhou stranu, vzhledem k nerovnoměrnému rozložení datového souboru u včely medonosné v důsledku jejího příliš extrémního chování v kombinaci s nedostatečným množstvím pozorování (u věrnosti a magnitudy preferencí $n = 4$) nebylo možné statisticky testovat tuto funkční skupinu v rámci modelu. Bylo by tudíž potřeba sesbírat data z více kombinací, aby bylo možné její extrémní chování buď potvrdit, nebo alespoň odhadnout hodnoty preferencí a věrnosti přesněji, aby bylo možné proměnné aproximovat normálním rozdělením. Otestován tedy byl rozdíl mezi čmeláky a pestřenkami a ukázalo se, že se tyto funkční skupiny mezi sebou významně neliší ve věrnosti, preferencích ani magnitudě preferencí.

Přestože datový soubor neumožnil ověřit rozdíl v chování mezi včelou medonosnou a dalšími skupinami, z výsledků vyplývá, že včela si vytváří silné preference ke květům a je jim následně i velmi věrná. Vysoká míra věrnosti byla zaznamenána i v jiných pracích (Hill, Wells, a Wells 1997; C Grüter et al. 2011; van der Niet, Pires, a Steenhuisen 2020), rovněž byly objeveny vysoké preference, obzvláště ke druhům s vysokým množstvím nektaru a druhům lokálně dominantním (Hung et al. 2019; Zdeněk Janovský a Štenc 2023). Tato vlastnost může být užitečná pro opylování zemědělských plodin, ale v přirozených ekosystémech, kde je cílem opylování velkého spektra méně početných rostlinných druhů, není přínosem. Navíc může včela medonosná kvůli svému příliš systematickému sběru potravy negativně ovlivňovat volně žijící opylovače (David Goulson a Sparrow 2009; Herbertsson et al. 2016; Page a Williams 2023).

Výsledky nejsou v rozporu s literaturou ani v případě čmeláků – projevují věrné chování i tvorbu preferencí ke květům (Gegear a Laverly 2005; Ings, Raine, a Chittka 2009; Kozuharova

2018). Nicméně, nebyly u nich zaznamenány příliš vysoké míry těchto proměnných, což může poukazovat na další mechanismy chování, které zlepšují sběr potravy. Pro čmeláky je typická schopnost naučit se manipulaci dvou květů, které v průběhu letové sekvence střídají, což je pro čmeláky velmi výhodné, ale už ne tak pro rostliny (Lavery 1994; Heinrich 1976). Dále jsou čmeláci schopni naučit se vybírat odměnu květu bez jeho opylení, v čemž dokážou být bohužel též konzistentní (Lichtenberg, Irwin, a Bronstein 2020). Toto chování jsem nicméně v této práci nehodnotila a také ani významně nepozorovala.

U pestřenek byl však nalezen nesoulad s výsledky některých komparačních studií na blanokřídlých a pestřenkách. Na rozdíl od studií (Gyan a Woodell 1987; Rammell, Gillespie, a Elle 2019; Willmer, Cunnold, a Ballantyne 2017b) pestřenky ve výsledcích práce vykazovaly obdobnou věrnost i tvorbu preferencí jako čmeláci. K možnému podhodnocení efektivity opylování pestřenek mohlo dojít vlivem designu pokusu, který předem upřednostňoval včely, např. zvolením jimi preferovaného rostlinného druhu jako pokusného – levandule širokolistá (Herrera 1987) nebo brukev řepka (Jauker et al. 2012). Avšak dle pokusů měřených na širší škále rostlin jsou pestřenky, co se týče kvality i kvantity přenosu pylu, obdobně efektivní jako blanokřídlí, zejména větší druhy pestřenek (Rader et al. 2009; Freudenfeld in prep.). Navíc primárně navštěvují jiné rostlinné druhy než blanokřídlí, čímž jejich význam ještě více narůstá (Zdeněk Janovský a Štenc 2023; Barbir et al. 2015).

Hypotéza 1.b. V rámci skupiny opylovačů budou menší rozdíly v míře věrnosti a magnitudy preferencí než mezi skupinami.

Hypotéza spíše vyvrácena.

Oproti očekávání byla nalezena vyšší variabilita uvnitř funkčních skupin než mezi nimi. Největší heterogenita skupin byla zaznamenána u magnitudy preferencí. Zdá se, že opylovači jsou variabilní nejen ve své morfologii, která ovlivňuje účinnost opylování (Shibata a Kudo 2020; Bot 2024), ale i ve svém chování, což má též zásadní vliv pro reprodukci rostlin. Tím vyvstává otázka, jak moc jsou jednotlivé druhy opylovačů v rámci skupiny zastupitelní.

Hypotéza 1.c. Preference a věrnost jsou na sobě nezávislé (mohou nastat všechny možné kombinace).

Hypotéza vyvrácena.

Na základě výsledků byla nalezena pozitivní závislost mezi věrností a magnitudou preferencí. Jelikož oba tyto mechanismy slouží ke stejnému účelu tedy optimalizaci čerpání výhodného

zdroje (Chittka, Thomson, a Waser 1999; Waser 1986), opylovači je oba využívají obvykle ve stejné míře. Rozdílná velikost investice do tohoto chování mezi opylovači vytváří kontinuum generalistů a specialistů (Gegeer a Thomson 2004).

Z tohoto vzorce se pak vymyká část pestřenek, která vykazuje jen věrnost, což může být mechanismus adaptace na rozdílné podmínky. Těmi může být myšlena vysoká diverzita zdrojů s rozdílnou výnosností mezi nimi i v rámci času, ale v širším měřítku – v rámci lokality – zůstává do jisté míry předvídatelná.

Hypotéza 1.d. Mezi pohlavími se budou opylovači lišit v míře preferencí a věrnosti v důsledku svých odlišných životních strategií.

Hypotéza vyvrácena.

Rozdíl v chování mezi pohlavími pestřenek nebyl nalezen. Zřejmě nelze odhalit odlišnost v rámci těchto dat, je možné, že ačkoliv se výběry obou pohlaví u jednotlivých druhů neliší, mohou se lišit například v různých denních dobách (např. možné ranní návštěvy samiček na pylodárných rostlinách, vyvažovaného odpoledne samečky navštěvujícími stejné rostliny kvůli nektaru). Lze tak usuzovat, protože některé rostlinné druhy mění svou dostupnost pylu v průběhu dne a opylovači následně reagují svou aktivitou na dostupnost pylu (Ballarin et al. 2022; Štenc et al. 2023)

Hypotéza 1.e. Meziroční variabilita nemá významný vliv na míru věrnosti a preferenci opylovačů.

Výsledky jsou s hypotézou kongruentní.

Meziroční variabilita ve výběrech opylovačů se vyskytovala, ale nebyla významná. Opylovači se zdáli být ve svém chování konzistentní, a to i přes velké rozdíly v květní nabídce mezi sezónami. Tato stálost v chování opylovačů je důležitá, bez této vlastnosti by opylování bylo mnohem stochastičtější a znemožnilo by předvídat, které rostliny budou opyleny – a v jaké míře. Tato nejistota by mohla vést k nepravidelnostem v reprodukci rostlin, což by mohlo ovlivnit jejich populační dynamiku. Vzhledem k tomu, že výsledky práce naznačují opak, poukazuje to opět na nezáměnnost jednotlivých druhů opylovačů, a tedy i obtížnou možnost kompenzace při úbytku v rámci jejich diverzity.

4.2. Vliv předchozích zkušeností na chování opylovačů

Hypotéza 2.a. Preference k jednotlivým rostlinným druhům jsou závislé na předchozí zkušenosti opylovače s nimi.

Hypotéza byla vyvrácena.

Z použitého datového souboru nebylo možné otestovat vliv naučených preferencí na rozhodování opylovače kvůli nedostatečnému počtu pozorování pro tuto hypotézu. Nicméně výsledky přinesly nový vhled do této problematiky.

V některých případech byly zjištěny záporné naučené preference k druhu rostliny, která se na lokalitě přirozeně nevyskytovala. V těchto případech není jasné, zda se vůbec jedná o projev naučených preferencí. Pravděpodobně opylovač navštěvoval nabízený druh z důvodu, že v okolí se nenacházel lepší zdroj potravy, a proto když mu byla nabídnuta atraktivnější alternativa vybral spíše ji (Chittka, Gumbert, a Kunze 1997). Nicméně tato teorie nebyla v rámci pokusu nijak testována a bylo by vhodné ji zahrnout do dalšího výzkumu.

Zdá se, že pro rostliny v případě opylování je zásadní nejen výskyt opylovačů na lokalitě, ale také jaké další rostlinné druhy rostou v jejich v blízkosti. Výskyt pro opylovače atraktivnějšího druhu v blízkosti méně oblíbeného, může způsobit v některých případech konkurenci mezi rostlinnými druhy (Janovský et al. 2013) nebo naopak přitáhnutí opylovače díky tzv. magnetovému druhu a následné sdílení opylovačů s neatraktivním druhem (Thomson, Fung, a Ogilvie 2019; Laverty 1992). Zda výskyt dalších atraktivních druhů v rámci společenstva pozitivně či negativně ovlivňuje reprodukci rostlin, závisí pravděpodobně na konkrétních podmínkách prostředí, zejména na hustotě opylovačů. Při nízké hustotě lze očekávat spíše facilitaci. V následujícím výzkumu by bylo vhodné zaměřit se dále i na tuto otázku.

Dalším zajímavým zjištěním bylo, že zatímco u čmeláků a pestřenek byly „negativní“ naučené preference pozorovány, u včely medonosné se nevyskytl ani jeden případ. Na základě tak malého množství dat sice nelze s jistotou vyvozovat žádné závěry, avšak může to potvrzovat teorii o flexibilnějším chování čmeláků a pestřenek oproti včele medonosné, která je spíše konzervativnější ve své potravní strategii (Gegeer a Thomson 2004).

Vliv květní nabídky byl překvapivě zaznamenán na všech zkoumaných lokalitách. Tedy ve všech se nacházely barevně podobné druhy k čertkusu lučnímu, a dokonce kvetly i v obdobně

vysokých početnostech. To vnáší do výsledků ještě větší úroveň nejistoty, zda opylovači skutečně vnímali čertkus jako neznámý. Pokud by však tomu tak opravdu bylo, pravděpodobně by bylo zaznamenáno více případů bez přítomnosti naučených preferencí (nauč. pref. = 0). Z tohoto důvodu je spíše nutné více spekulovat o rozlišovacích schopnostech opylovačů a vypovídající hodnotě současných modelů vidění (bude více diskutováno v následující podkapitole). Pro konečné posouzení by pak bylo vhodné zvolit manipulativní experiment.

4.3. Rozlišovací schopnosti opylovačů

Hypotéza 3. Schopnost rozlišovat barvy květů má vliv na věrnost i preference opylovačů.

Výsledky jsou kongruentní s hypotézou.

U všech tří zkoumaných proměnných (preference, věrnost i magnituda preferencí) byl zjištěn pozitivní vliv barevné nepodobnosti. V žádném z modelů nebyl nalezen efekt funkční skupiny. Zde je však dost pravděpodobné, že k tomu došlo z důvodu nedostatečného počtu pozorování. Také hlavní efekt barevné nepodobnosti byl natolik silný, že mohl ztížit zachycení dalších efektů. Například u pestřenek chyběla pozorování s vyššími hodnotami barevné nepodobnosti, a tak mohl být rozdíl funkčních skupin překryt růstem závislých proměnných s nepodobností barev u dvojice květů. Z výrazné pozitivní závislosti všech tří proměnných na barevné nepodobnosti můžeme soudit, že jednou z hlavních limitací pro míru věrnosti a preferencí jsou právě rozlišovací schopnosti opylovače.

Dostupné modely vidění pestřenek však nejspíš neodpovídají jejich reálnému rozlišování barev. V současnosti se používá model vidění navržený pro bzučivky s dosazenými excitačními křivkami receptorů *Eristalis tenax*. Pokud by barevné vidění pestřenek fungovalo v rámci čtyř kategorií navržených Kelberem (2001), měly by pestřenky dle barvy šanci rozeznat pouze 1/10 studovaných květních kombinací. V tomto případě by bylo krajně nepravděpodobné, aby u pestřenek byla u 9/10 květních kombinací zaznamenána jakákoliv míra věrnosti či preferencí. Jejich chování by muselo být více náhodné. Namísto toho však můžeme pozorovat stejnou lineární závislost míry rozlišování na barevné nepodobnosti dvojice květů.

Jiným možným vysvětlením je, že opylovači rozlišují květy dle jiných vlastností, jako je tvar, symetrie, či jejich kombinace, které se i lépe zapamatovávají než jednotlivé znaky (Gegear and Laverty 2005). To by však vyžadovalo korelaci těchto květních znaků s barevnou nepodobností, aby bylo možné takovéto alternativní vysvětlení uvažovat. A to je extrémně nepravděpodobné.

Opylovači by se však mohli v některých případech orientovat dle znaků rostlin, které byly použitým designem pokusu odstraněny, například výškou květních lodyh. To by mohlo částečně osvětlit, proč u květní kombinace čertkus luční × chrpa luční byla věrnost opylovačů, včetně včely medonosné, nižší než u jiných pozorovaných květních kombinací. Na zkoumané lokalitě K Handrkovu dorůstají totiž lodyhy chrpy pouze několik cm nad zemí, kdežto lodyhy čertkusu obvykle sahají až nad úroveň vegetace. Blanokřídlí se tedy obvykle drží při zemi a navštěvují přirozeně více chrpu než čertkus. Oproti tomu pestřenky létají nad vegetací a navštěvují zejména bohatá květenství čertkusu. Podobný jev byl v lučních ekosystémech již pozorován (Klečka et al. 2018).

4.4. Možné příčiny nezdaru vypouštěcího pokusu

Během chovu jedinců *E. tenax* došlo k několika možným chybám, které způsobily zhoršenou životaschopnost odchovaných jedinců. Ačkoliv byla snaha zajistit po celou dobu chovu pokojovou teplotu, během letních měsíců přesáhla v některých dnech teplota 25 °C, což vedlo k rychlejšímu vývoji larev a okem patrně menší velikosti dospělců (Davidowitz, D'Amico, a Nijhout 2004; Daňková, Nicholas, a Nordström 2023).

Dále se ukázalo, že zvolené plastové nádoby nebyly vhodné k držení dospělců, při vyšších teplotách totiž docházelo též k nárůstu vlhkosti, jakožto dalšího stresoru, který navíc mohl napomoci prospívání patogenů. Navíc, při zvýšené denní aktivitě občas jedinci naráželi do tvrdých plastových stěn bedny, což vedlo ke smrtelným zraněním.

Nedostatkem byl rovněž vysoký počet jedinců na jednu krabici, což mohlo způsobit zvýšenou pravděpodobnost šíření patogenů. Vhodným řešením by bylo proto snížit počet jedinců na krabici a preventivně podávat pestřenkám penicilin, případně i médium s kvasnicemi, které zlepšuje přežití v zajetí (Kamdem a Otomo 2023). Pozorovaný masivní úhyn lze s největší pravděpodobností vysvětlit v důsledku kombinace všech výše zmíněných stresorů, kterým by se dalo příště předejít zlepšením podmínek chovu.

Dalším problémem tohoto experimentu bylo zřetelně nestandardní chování pestřenek, které přežily a byly vypuštěny na lokalitě. Mezi problémy dlouhodobého chovu hmyzu patří mimo jiné vjemová deprivace jedinců a omezená adaptace na podmínky, které mohou ovlivnit chování a životaschopnost při vypuštění do volné přírody (Lewis a Thomas 2001). Ukázalo se téměř nemožné, zabránit odletu jedinců ze zkoumané lokality. Krabice s jedinci byla na místo

umístěna za úsvitu, tedy výrazně před dobou aktivity *E. tenax*, i přesto se nepodařilo zabránit stresové reakci v důsledku změny.

Po vyhodnocení této realizace pokusu považují za vhodné jako alternativní řešení provést pokus v částečně kontrolovaných podmínkách. Na místě experimentálních čtverců by bylo vhodné instalovat přenosné voliéry s naivními i zkušenými jedinci a byl by pozorován rozdíl mezi těmito skupinami v průběhu času. Úspěšnost terénního pokusu by se také mohla zvýšit, kdyby k zahájení pokusu došlo ihned po dosažení dostatečného počtu odchovaných jedinců (min. 200 jedinců). Design pokusu by mohl sestávat z 5 experimentálních čtverců, do nichž by bylo umístěno vždy 10 naivních a zkušených jedinců pestřenek. Nevýhodou tohoto pokusu by bylo potenciální vyčerpání zdrojů ve voliére a s tím související změny v chování obou skupin pestřenek spočívající v disproporčním navštěvování i zdrojů potravy považovaných za inferiorní (Fontaine et al. 2005).

4.5. Význam opylovačů v rozmnožování rostlin

Z pohledu rostlin pomáhají preference a věrnost opylovačů, prostřednictvím opakovaných návštěv květů stejného druhu, k efektivnímu přenosu pylu. Proto vysoké preference a věrnost lze považovat za klíčový předpoklad efektivního opylování. Z tohoto pohledu se pestřenky a čmeláci se svou nižší mírou preferencí a věrnosti jeví jako o něco méně efektivní než včela medonosná. Nicméně vysoké preference nemají jen pozitivní vliv na přenos pylu mezi jedinci stejného druhu, ale také ovlivňují šíři spektra druhů, které opylovač navštěvuje. Včela medonosná tak ve výsledku je sice efektivním opylovačem, ale malého počtu rostlinných druhů (Zdeněk Janovský a Štenc 2023).

Rostliny přehlížené včelou medonosnou spoléhají na méně efektivní opylovače, jako jsou čmeláci a pestřenky. Tato úvaha však nezohledňuje meziroční výkyvy v hustotě opylovačů a variabilitu množství pylu u jednotlivců během dne (Štenc et al. 2023). Tyto faktory, spolu s konkurencí o zdroje (Orford, Vaughan, a Memmott 2015) a skladbou současně kvetoucích rostlin (Janovský et al. 2013; Dave Goulson 2000), způsobují velkou variabilitu v efektivitě přenosu pylu. Tato variabilita je zásadní pro udržení generalizovaného spektra opylovačů u rostlin (Waser 2006).

Zajímavé mohou být pro reprodukci rostlin také pestřenky s nízkou magnitudou preferencí, ale relativně vysokou věrností. Tyto generalističtí opylovači by mohli hrát významnou roli v degradovaných ekosystémech, které nedokážou udržet vysokou diverzitu opylovačů. Podobnou

roli mohou mít i naučené preference, avšak jejich variabilita je překvapivě vysoká, včetně výskytu záporných hodnot při malém počtu pozorování. Tento jev může být důsledkem nedostatků v měření preferencí, nízké motivace opylovačů vlivem malých rozdílů v odměnách, nebo podobnosti květů, mezi nimiž si opylovači vybírají.

Schopnost opylovačů rozlišovat květy závisí na jejich smyslových schopnostech, o kterých víme stále málo. Z pohledu rostlin to znamená, že kvetoucí okolí výrazně ovlivňuje jejich reprodukci, což je dosud málo prozkoumané téma. Preference a věrnost opylovačů, stejně jako podobnost květů, vyvolávají otázky ohledně efektivity přenosu pylu mezi podobnými druhy rostlin. Je třeba zkoumat, zda rostliny s generalistickými opylovači nevyužívají mechanismy, které by kompenzovaly nekvalitní pyl jeho dostatečným množstvím.

4.6. Budoucnost ochrany opylovačů

Tato práce ukazuje, že se včelami ani s pestřenkami nelze pracovat jako s relativně homogenními skupinami, jejichž členové jsou vzájemně záměnní. Z toho plyne, že je potřeba mnohem více dbát na diverzitu opylovačů i v rámci jednotlivých lokalit, o kterých máme pouze malé povědomí a zatím nijak cíleně neusilujeme o ochranu této diverzity.

Jak již bylo nastíněno v úvodu této práce, stávající ochrana opylovačů není dostatečná. Druhovú ochrana na evropské i národní úrovni cílí zejména na raritní druhy a opomíjí běžné druhy, které jsou v současné době též ohrožené. Navíc jsou legislativně chráněny hlavně druhy denních motýlů, kteří nejsou právě nejvýznamnějšími opylovači (Jennersten 1984; Venables a Barrows 1986; Zdeněk Janovský a Štenc 2023). Oproti tomu na ostatní skupiny směrnice o stanovištích Rady č. 92/43/EHS ani zákon 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny nemyslí.

Územní ochrana je pro opylovače příliš povrchní a statická. Týká se také pouze malé části území (16.8 % z rozlohy ČR) a v případě opylovačů, u kterých je výskyt potřebný v celé krajině, nedává příliš smysl. Tyto nedostatky by mohla suplovat obecná územní ochrana, avšak nástroje, jako jsou významné krajinné prvky (dále též VKP) a územní systém ekologické stability (ÚSES), jsou v praxi velmi málo využívány.

Včela medonosná je v našich podmínkách převážně hospodářským druhem, jehož populace díky včelaření globálně narůstají (Davies a Sayers 2022). V České republice dosahuje hustota včelstev 8 úlů na km², takže se řadí k nejvyšším v EU a je i nad světovým průměrem (Evropa v datech 2024). Tato skutečnost – společně s jejím efektivním sběrem potravy – díky vysoké míře věrnosti i tvorbě preferencí a účinné komunikaci mezi jedinci v kolonii (Christoph Grüter,

Segers, a Ratnieks 2013), dělá z včely silného konkurenta pro volně žijící opylovače, jako jsou čmeláci nebo samotářské včely (David Goulson a Sparrow 2009; Herbertsson et al. 2016). Přesto byla včela (nejen médií) často prezentována jako klíčový opylovač a veškerá potřebná pozornost tak byla stržena ke včelařství, které nemá s ochranou přírody nic společného. Tento jev je označován jako „bee-washing“ (Colla 2022; Davies a Sayers 2022).

Pestřenky nejsou tlakem včel medonosných tolik ovlivněny, jelikož nejsou vázány na místo jako blanokřídlí (Wojcik et al. 2018; Page a Williams 2023). Na druhou stranu jsou velmi heterogenní skupinou, a to nejen v polinačním chování, ale také na úrovni larválních strategií (Bot 2024) a tak jsou vázání na různorodá stanoviště, což vyžaduje promyšlený přístup k tvorbě krajiny a lépe nastavenou obecnou ochranu.

Z důvodu alarmujícího úbytku hmyzích opylovačů rostla v posledních deseti letech iniciativa zlepšit jejich ochranu. Dokumenty, které se brzy promítnou i do české legislativy týkající se ochrany opylovačů, jsou: Evropská strategie pro ochranu opylovačů (2018), Revize Iniciativy EU – Nová dohoda pro opylovače (2023) a Nařízení o obnově přírody (Nature Restoration Law; 2024). Tato práce nemá kapacitu ani možnost rozebírat tyto právní dokumenty do detailu. Nicméně, měly by přinést nové možnosti a prostředky k ochraně a monitoringu opylovačů v naší krajině, což je jistě na místě.

Avšak je třeba převést tyto strategie co nejrychleji do praxe a zaměřit se na konkrétní opatření v krajině. Pouhá podpora dospělců prostřednictvím květinových pasů nestačí (Pontin et al. 2006). U blanokřídlych a pestřenek je daleko důležitější ochrana, ale i tvorba vhodných biotopů pro larvální stádia. To by mělo mít rozhodně větší prioritu, než méně účinná opatření jako jsou hmyzí hotely nebo množení druhů v zajetí (MacIvor a Packer 2015).

5. Závěr

Výsledky práce přinesly nové poznatky v oblasti věrnosti a preferencí opylovačů, zároveň však poukázaly na mnohé další neznámé, kterými by se měl zabývat další výzkum.

Na rozdíl od pokusů, které byly provedeny na zjednodušených systémech, pouze s menším počtem druhů opylovačů a rostlin, nebyl v této práci nalezen významný rozdíl ve věrnosti a preferencích mezi čmeláky a pestřenkami. Naopak byla – na rozdíl od očekávání – zjištěna výrazná variabilita v rámci jednotlivých skupin opylovačů, což vzbuzuje pochybnosti, zda vůbec můžeme přistupovat k opylovačům dle jejich funkčních skupin, nebo je potřeba daleko konkrétnější přístup.

Práce také zjistila, že rozhodovací procesy opylovačů jsou poměrně konzistentní, i přes meziroční změny v květní nabídce. Dále byla nalezena výrazná variabilita v naučených preferencích opylovačů. U pestřenek i čmeláků byly zaznamenány pozitivní i negativní naučené preference, zatímco u včely medonosné pouze pozitivní.

Schopnost opylovačů vybírat mezi různými květy ve prospěch jednoho úzce souvisí s jejich smyslovými schopnostmi, které zatím nejsou dostatečně probádané. Tento nedostatek informací přitom omezuje naše chápání vlivu těchto schopností na rozhodování opylovačů v přirozeném prostředí.

Výzkum, který by se zaměřil na proces učení opylovačů v reálných podmínkách, by mohl přinést cenné poznatky o jejich chování. Realizace takových studií je však nesmírně náročná, neboť složitost přírodních ekosystémů často přesahuje možnosti jednoduchých experimentálních modelů.

6. Literatura

- Aguiar, JMRBV, GD Ferreira, PA Sanches, JMS Bento, a M Sazima. 2021. „What pollinators see does not match what they smell: Absence of color-fragrance association in the deceptive orchid *Ionopsis utricularioides*". *PHYTOCHEMISTRY* 182 (únor). <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2020.112591>.
- Alarcón, Ruben. 2010. „Congruence between Visitation and Pollen-Transport Networks in a California Plant–Pollinator Community". *Oikos* 119 (1): 35–44. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17694.x>.
- Ambrosino, MD, JM Luna, PC Jepson, a SD Wratten. 2006. „Relative frequencies of visits to selected insectary plants by predatory hoverflies (Diptera: Syrphidae), other beneficial insects, and herbivores". *Environmental Entomology* 35 (2): 394–400.
- An, LN, A Neimann, E Eberling, H Algora, S Brings, a K Lunau. 2018. „The yellow specialist: dronefly *Eristalis tenax* prefers different yellow colours for landing and proboscis extension". *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY* 221 (22). <https://doi.org/10.1242/jeb.184788>.
- Arceo-Gómez, Gerardo, a Tia-Lynn Ashman. 2011. „Heterospecific Pollen Deposition: Does Diversity Alter the Consequences?" *New Phytologist* 192 (3): 738–46. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03831.x>.
- Austin, Matthew W, Patricia Horack, a Aimee S Dunlap. 2019. „Choice in a Floral Marketplace: The Role of Complexity in Bumble Bee Decision-Making". *Behavioral Ecology* 30 (2): 500–508. <https://doi.org/10.1093/beheco/ary190>.
- Babaei, MR, SAA Fathi, E Gilasian, a HB Varandi. 2018. „Floral preferences of hoverflies (Diptera: Syrphidae) in response to the abundance and species richness of flowering plants". *ZOOLOGY IN THE MIDDLE EAST* 64 (3): 228–37. <https://doi.org/10.1080/09397140.2018.1484010>.
- Baek, M, JS Garcia, a DR Papaj. 2024. „Floral cues and flower-handling tactics affect switching decisions by nectar-foraging bumble bees". *ANIMAL BEHAVIOUR* 215 (září). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2024.07.010>.
- Balamurali, GS, E Nicholls, H Somanathan, a NH de Ibarra. 2018. „A comparative analysis of colour preferences in temperate and tropical social bees". *SCIENCE OF NATURE* 105 (1–2). <https://doi.org/10.1007/s00114-017-1531-z>.
- Ballarin, Caio S., Leandro Hachuy-Filho, Maria Júlia W. Doria, Murilo M. Giffu, Diego S. Polizello, Pablo H. Oliveira, Pedro A. Lacerda-Barbosa, a Felipe W. Amorim. 2022. „Intra-seasonal and Daily Variations in Nectar Availability Affect Bee Assemblage in a Monodominant Afforested Brazilian Cerrado". *Austral Ecology* 47 (6): 1315–28. <https://doi.org/10.1111/aec.13218>.
- Banschbach, VS. 1994. „Colour association influences honey bee choice between sucrose concentrations". *Journal of Comparative Physiology A* 175:107–14.

- Bateman, A J. 1951. „The Taxonomic Discrimination of Bees". *Heredity* 5 (2): 271–78.
<https://doi.org/10.1038/hdy.1951.24>.
- Baude, M, É Danchin, M Mugabo, a I Dajoz. 2011. „Conspecifics as informers and competitors: an experimental study in foraging bumble-bees". *PROCEEDINGS OF THE ROYAL SOCIETY B-BIOLOGICAL SCIENCES* 278 (1719): 2806–13.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2659>.
- Biesmeijer, J. C., S. P. M. Roberts, M. Reemer, R. Ohlemüller, M. Edwards, T. Peeters, A. P. Schaffers, et al. 2006. „Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands". *Science* 313 (5785): 351–54.
<https://doi.org/10.1126/science.1127863>.
- Bot, Sander. 2024. *Hoverflies of Britain and North-West Europe: A Photographic Guide*. 1st ed. Bloomsbury Naturalist Series. London: Bloomsbury Publishing Plc.
- Brosi, Berry J. 2016. „Pollinator Specialization: From the Individual to the Community". *New Phytologist* 210 (4): 1190–94. <https://doi.org/10.1111/nph.13951>.
- Bruninga-Socular, B, JB Socular, S Konzmann, a K Lunau. 2023. „Pollinator-mediated plant coexistence requires high levels of pollinator specialization". *ECOLOGY AND EVOLUTION* 13 (8). <https://doi.org/10.1002/ece3.10349>.
- Cakmak, Ibrahim, Charlotte Sanderson, Tomica D. Blocker, L. Lisa Pham, Sky Checotah, Ashley A. Norman, Brice K. Harader-Pate, et al. 2009. „Different Solutions by Bees to a Foraging Problem". *Animal Behaviour* 77 (5): 1273–80.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.01.032>.
- Claudio, EP, Y Rodriguez-Cruz, OC Arslan, T Giray, JLA Rivera, M Kence, H Wells, a CI Abramson. 2018. „Appetitive reversal learning differences of two honey bee subspecies with different foraging behaviors". *PEERJ* 6 (listopad).
<https://doi.org/10.7717/peerj.5918>.
- Colla, Sheila R. 2022. „The Potential Consequences of ‘Bee Washing’ on Wild Bee Health and Conservation". *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 18 (srpen):30–32. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.03.011>.
- Crawley, M.J. 2002. *Statistical Computing: An Introduction to Data Analysis using S-Plus*. Wiley. <https://books.google.cz/books?id=OIPUa6lVeb0C>.
- Daňková, Klára, Sarah Nicholas, a Karin Nordström. 2023. „Temperature during Pupal Development Affects Hoverfly Developmental Time, Adult Life Span, and Wing Length". *Ecology and Evolution* 13 (10): e10516. <https://doi.org/10.1002/ece3.10516>.
- Davidowitz, Goggy, Louis J D’Amico, a H Frederik Nijhout. 2004. „The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size". *Evolutionary Ecology Research* 6 (1): 49–62.
- Davies, Olivia, a Thomas D.J. Sayers. 2022. „Honeybee Bias and Bee-Washing: Effects of Vertebrate-Centric Care?" In *The Oxford Handbook of Animal Organization Studies*, editoval Linda Tallberg a Lindsay Hamilton, 1. vyd., 313–30. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780192848185.013.21>.

- Day, R.L., J.M. Hickman, R.I. Sprague, a S.D. Wratten. 2015. „Predatory Hoverflies Increase Oviposition in Response to Colour Stimuli Offering No Reward: Implications for Biological Control". *Basic and Applied Ecology* 16 (6): 544–52.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.05.004>.
- De Jager, Marinus L., Léanne L. Dreyer, a Allan G. Ellis. 2011. „Do Pollinators Influence the Assembly of Flower Colours within Plant Communities?" *Oecologia* 166 (2): 543–53.
<https://doi.org/10.1007/s00442-010-1879-7>.
- Dinkel, T, a K Lunau. 2001. „How drone flies (*Eristalis tenax* L., syrphidae, diptera) use floral guides to locate food sources". *JOURNAL OF INSECT PHYSIOLOGY* 47 (10): 1111–18. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00080-4](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00080-4).
- Dyer, AG, a AH Murphy. 2009. „Honeybees choose ‚incorrect’ colors that are similar to target flowers in preference to novel colors". *ISRAEL JOURNAL OF PLANT SCIENCES* 57 (3): 203–10. <https://doi.org/10.1560/IJPS.57.3.203>.
- Escaravage, N., a J. Wagner. 2004. „Pollination Effectiveness and Pollen Dispersal in a *Rhododendron Ferrugineum* (Ericaceae) Population". *Plant Biology* 6 (5): 606–15.
<https://doi.org/10.1055/s-2004-821143>.
- Farkač, Jan, David Král, a Martin Škorpík. 2005. „Červený Seznam Ohrožených Druhů České Republiky Bezobratlí".
- Fontaine, Colin, Isabelle Dajoz, Jacques Meriguet, a Michel Loreau. 2005. „Functional Diversity of Plant–Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities". Editoval Nick Waser. *PLoS Biology* 4 (1): e1.
<https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040001>.
- Free, J. B. 1970. „The Flower Constancy of Bumblebees". *The Journal of Animal Ecology* 39 (2): 395. <https://doi.org/10.2307/2978>.
- Gegear, Robert J, a Terence M Lavery. 2004. „Effect of a Colour Dimorphism on the Flower Constancy of Honey Bees and Bumble Bees". *Canadian Journal of Zoology* 82 (4): 587–93. <https://doi.org/10.1139/z04-029>.
- Gegear, Robert J., a Terence M. Lavery. 2005. „Flower Constancy in Bumblebees: A Test of the Trait Variability Hypothesis". *Animal Behaviour* 69 (4): 939–49.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.06.029>.
- Gegear, Robert J., a James D. Thomson. 2004. „Does the Flower Constancy of Bumble Bees Reflect Foraging Economics?" *Ethology* 110 (10): 793–805.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01010.x>.
- Geslin, B, B Gauzens, E Thébault, a I Dajoz. 2013. „Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation". *PLOS ONE* 8 (5).
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>.
- Gigerenzer, Gerd. 1997. „Bounded rationality: Models of fast and frugal inference". *Swiss Journal of Economics and Statistics* 133 (2/2): 201–18.

- Giurfa, Martin. 1991. „Colour Generalization and Choice Behaviour of the Honeybee *Apis Mellifera Ligustica*". *Journal of Insect Physiology* 37 (1): 41–44. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(91\)90017-T](https://doi.org/10.1016/0022-1910(91)90017-T).
- Goodale, E, E Kim, A Nabors, S Henrichon, a JC Nieh. 2014. „The innate responses of bumble bees to flower patterns: separating the nectar guide from the nectary changes bee movements and search time". *NATURWISSENSCHAFTEN* 101 (6): 523–26. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1188-9>.
- Goulson, Dave. 2000. „Are Insects Flower Constant Because They Use Search Images to Find Flowers?" *Oikos* 88 (3): 547–52.
- Goulson, Dave, a Nick P Wright. 1998. „Flower constancy in the hoverflies *Episyrphus balteatus* (Degeer) and *Syrphus ribesii* (L.)(Syrphidae)". *Behavioral Ecology* 9 (3): 213–19.
- Goulson, David, a Kate R. Sparrow. 2009. „Evidence for Competition between Honeybees and Bumblebees; Effects on Bumblebee Worker Size". *Journal of Insect Conservation* 13 (2): 177–81. <https://doi.org/10.1007/s10841-008-9140-y>.
- Grüter, C, H Moore, N Firmin, H Helanterä, a FLW Ratnieks. 2011. „Flower constancy in honey bee workers (*Apis mellifera*) depends on ecologically realistic rewards". *JOURNAL OF EXPERIMENTAL BIOLOGY* 214 (8): 1397–1402. <https://doi.org/10.1242/jeb.050583>.
- Grüter, Christoph, Francisca H.I. D. Segers, a Francis L.W. Ratnieks. 2013. „Social Learning Strategies in Honeybee Foragers: Do the Costs of Using Private Information Affect the Use of Social Information?" *Animal Behaviour* 85 (6): 1443–49. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.03.041>.
- Gyan, K. Yeboah, a S. R. J. Woodell. 1987. „Analysis of Insect Pollen Loads and Pollination Efficiency of Some Common Insect Visitors of Four Species of Woody Rosaceae". *Functional Ecology* 1 (3): 269. <https://doi.org/10.2307/2389430>.
- Heinrich, Bernd. 1976. „The Foraging Specializations of Individual Bumblebees". *Ecological Monographs* 46 (2): 105–28. <https://doi.org/10.2307/1942246>.
- Helmer, Jodi. 2019. *Protecting Pollinators: How to Save the Creatures That Feed Our World*. Washington, DC: Island Press.
- Herbertsson, Lina, Sandra A.M. Lindström, Maj Rundlöf, Riccardo Bommarco, a Henrik G. Smith. 2016. „Competition between Managed Honeybees and Wild Bumblebees Depends on Landscape Context". *Basic and Applied Ecology* 17 (7): 609–16. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2016.05.001>.
- Herrera, Carlos M. 1987. „Components of Pollinator ‚Quality‘: Comparative Analysis of a Diverse Insect Assemblage". *Oikos* 50 (1): 79. <https://doi.org/10.2307/3565403>.
- Heuschen, B., A. Gumbert, a K. Lunau. 2005. „A Generalised Mimicry System Involving Angiosperm Flower Colour, Pollen and Bumblebees’ Innate Colour Preferences". *Plant Systematics and Evolution* 252 (3–4): 121–37. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0249-5>.

- Hill, PSM, J Hollis, a H Wells. 2001. „Foraging decisions in nectarivores: unexpected interactions between flower constancy and energetic rewards". *ANIMAL BEHAVIOUR* 62 (říjen):729–37. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1775>.
- Hill, PSM, PH Wells, a H Wells. 1997. „Spontaneous flower constancy and learning in honey bees as a function of colour". *ANIMAL BEHAVIOUR* 54 (září):615–27. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0467>.
- Hsu, PS, a EC Yang. 2012. „The critical cue in pattern discrimination for the honey bee: Color or form?" *JOURNAL OF INSECT PHYSIOLOGY* 58 (7): 934–40. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.04.009>.
- Hung, Keng-Lou James, Jennifer M. Kingston, Adrienne Lee, David A. Holway, a Joshua R. Kohn. 2019. „Non-Native Honey Bees Disproportionately Dominate the Most Abundant Floral Resources in a Biodiversity Hotspot". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286 (1897): 20182901. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2901>.
- Chittka, L, A Gumbert, a J Kunze. 1997. „Foraging dynamics of bumble bees: Correlates of movements within and between plant species". *BEHAVIORAL ECOLOGY* 8 (3): 239–49. <https://doi.org/10.1093/beheco/8.3.239>.
- Chittka, Lars. 1992. „The Colour Hexagon: A Chromaticity Diagram Based on Photoreceptor Excitations as a Generalized Representation of Colour Opponency". *Journal of Comparative Physiology A* 170 (5). <https://doi.org/10.1007/BF00199331>.
- Chittka, Lars, James D. Thomson, a Nickolas M. Waser. 1999. „Flower Constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution". *Naturwissenschaften* 86 (8): 361–77. <https://doi.org/10.1007/s001140050636>.
- Ings, TC, NE Raine, a L Chittka. 2009. „A population comparison of the strength and persistence of innate colour preference and learning speed in the bumblebee *Bombus terrestris*". *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY* 63 (8): 1207–18. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0731-8>.
- Ishii, HS, a H Masuda. 2014. „Effect of flower visual angle on flower constancy: a test of the search image hypothesis". *BEHAVIORAL ECOLOGY* 25 (4): 933–44. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru071>.
- Jacobs, Jürgen. 1974. „Quantitative Measurement of Food Selection: A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index". *Oecologia* 14 (4): 413–17. <https://doi.org/10.1007/BF00384581>.
- Janovský, , Michael Mikát, Jiří Hadrava, Eva Horčíčková, Kateřina Kmecová, Doubravka Požárová, Jan Smyčka, a Tomáš Herben. 2013. „Conspecific and Heterospecific Plant Densities at Small-Scale Can Drive Plant-Pollinator Interactions". Editoval Martin Heil. *PLoS ONE* 8 (10): e77361. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077361>.
- Janovský, Zdeněk, Jan Smyčka, Marie Smyčková, a Tomáš Herben. 2017. „Pollinator Preferences and Flower Constancy: Is It Adaptive for Plants to Manipulate Them?" *Biological Journal of the Linnean Society* 121 (3): 475–83. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blw032>.

- Janovský, Zdeněk, a Jakub Štenc. 2023. „Pollinator community and generalisation of pollinator spectra changes with plant niche width and local dominance". *FUNCTIONAL ECOLOGY* 37 (11): 2967–76. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14439>.
- Jauker, Frank, Birgit Bondarenko, Heiko C. Becker, a Ingolf Steffan-Dewenter. 2012. „Pollination Efficiency of Wild Bees and Hoverflies Provided to Oilseed Rape". *Agricultural and Forest Entomology* 14 (1): 81–87. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2011.00541.x>.
- Jaworski, CC, C Andalo, C Raynaud, V Simon, C Thébaud, a J Chave. 2015. „The Influence of Prior Learning Experience on Pollinator Choice: An Experiment Using Bumblebees on Two Wild Floral Types of *Antirrhinum majus*". *PLOS ONE* 10 (8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130225>.
- Jennersten, Ola. 1984. „Flower Visitation and Pollination Efficiency of Some North European Butterflies". *Oecologia* 63 (1): 80–89. <https://doi.org/10.1007/BF00379789>.
- Jiménez-López, FJ, L Matas, M Arista, a PL Ortiz. 2020. „Flower colour segregation and flower discrimination under the bee vision model in the polymorphic *Lysimachia arvensis*". *PLANT BIOSYSTEMS* 154 (4): 535–43. <https://doi.org/10.1080/11263504.2019.1651776>.
- Kamdem, Michel Mathurin, a Patricks Voua Otomo. 2023. „Developmental Performance of *Eristalis Tenax* Larvae (Diptera: Syrphidae): Influence of Growth Media and Yeast Addition during Captive Rearing". *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology* 339 (5): 503–13. <https://doi.org/10.1002/jez.2696>.
- Kelber, A. 2001. „Receptor based models for spontaneous colour choices in flies and butterflies". *ENTOMOLOGIA EXPERIMENTALIS ET APPLICATA* 99 (2): 231–44. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00822.x>.
- Kelber, Almut. 1997. „Innate Preferences for Flower Features in the Hawkmoth *Macroglossum Stellatarum*". *Journal of Experimental Biology* 200 (4): 827–36. <https://doi.org/10.1242/jeb.200.4.827>.
- KING, MJ. 1993. „BUZZ FORAGING MECHANISM OF BUMBLE BEES". *JOURNAL OF APICULTURAL RESEARCH* 32 (1): 41–49. <https://doi.org/10.1080/00218839.1993.11101286>.
- Klecka, Jan, Jiří Hadrava, Paolo Biella, a Asma Akter. 2018. „Flower Visitation by Hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a Temperate Plant-Pollinator Network". *PeerJ* 6 (prosinec):e6025. <https://doi.org/10.7717/peerj.6025>.
- Klein, Alexandra-Maria, Bernard E Vaissière, James H Cane, Ingolf Steffan-Dewenter, Saul A Cunningham, Claire Kremen, a Teja Tschardt. 2007. „Importance of Pollinators in Changing Landscapes for World Crops". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1608): 303–13. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>.

- Kozuharova, Ekaterina. 2018. „Flower Constancy of Bumblebees – The Case of *Onobrychis Pindicola* (Fabaceae) Pollinators". *Journal of Apicultural Science* 62 (1): 135–40. <https://doi.org/10.2478/jas-2018-0005>.
- Latty, Tanya, a Jennifer S. Trueblood. 2020. „How Do Insects Choose Flowers? A Review of Multi-attribute Flower Choice and Decoy Effects in Flower-visiting Insects". Editoval Gabriel Machovsky-Capuska. *Journal of Animal Ecology* 89 (12): 2750–62. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13347>.
- Laverty, Terence M. 1992. „Plant Interactions for Pollinator Visits: A Test of the Magnet Species Effect". *Oecologia* 89 (4): 502–8. <https://doi.org/10.1007/BF00317156>.
- Laverty, Terence M. 1994. „Bumble Bee Learning and Flower Morphology". *Animal Behaviour* 47 (3): 531–45. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1077>.
- Lazri, Benyoucef, a Edward M. Barrows. 1984. „Flower Visiting and Pollen Transport by the Imported Cabbage Butterfly (Lepidoptera: Pieridae) in a Highly Disturbed Urban Habitat". *Environmental Entomology* 13 (2): 574–78. <https://doi.org/10.1093/ee/13.2.574>.
- Lewis, Owen T., a Chris D. Thomas. 2001. „Adaptations to Captivity in the Butterfly *Pieris brassicae* (L.) and the Implications for Ex situ Conservation". *Journal of Insect Conservation* 5 (1): 55–63. <https://doi.org/10.1023/A:1011348716934>.
- Lichtenberg, EM, RE Irwin, a JL Bronstein. 2020. „Bumble bees are constant to nectar-robbing behaviour despite low switching costs". *ANIMAL BEHAVIOUR* 170 (prosinec):177–88. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.09.008>.
- Lipský, Z. 2001. *Geomorfologické členění Kutnohorska*. Česká zemědělská univerzita, Lesnická fakulta, Ústav aplikované ekologie, Kostelec nad Černými lesy. <https://books.google.cz/books?id=gXyeYgEACAAJ>.
- Lucas, Andrew, Owen Bodger, Berry J. Brosi, Col R. Ford, Dan W. Forman, Carolyn Greig, Matthew Hegarty, Penelope J. Neyland, a Natasha De Vere. 2018. „Generalisation and Specialisation in Hoverfly (Syrphidae) Grassland Pollen Transport Networks Revealed by DNA Metabarcoding". Editoval Nathan Sanders. *Journal of Animal Ecology* 87 (4): 1008–21. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12828>.
- Lunau, K, a EJ Maier. 1995. „INNATE COLOR PREFERENCES OF FLOWER VISITORS". *JOURNAL OF COMPARATIVE PHYSIOLOGY A-NEUROETHOLOGY SENSORY NEURAL AND BEHAVIORAL PHYSIOLOGY* 177 (1): 1–19.
- LUNAU, K, a S WACHT. 1994. „OPTICAL RELEASERS OF THE INNATE PROBOSCIS EXTENSION IN THE HOVERFLY *ERISTALIS-TENAX* L (SYRPHIDAE, DIPTERA)". *JOURNAL OF COMPARATIVE PHYSIOLOGY A-SENSORY NEURAL AND BEHAVIORAL PHYSIOLOGY* 174 (5): 575–79.
- Lunau, K., S. Wacht, a L. Chittka. 1996. „Colour Choices of Naive Bumble Bees and Their Implications for Colour Perception". *Journal of Comparative Physiology A* 178 (4). <https://doi.org/10.1007/BF00190178>.

- Lunau, Klaus. 1991. „Innate Flower Recognition in Bumblebees (*Bombus Terrestris*, *B. Lucorum* ; Apidae): Optical Signals from Stamens as Landing Reaction Releasers". *Ethology* 88 (3): 203–14. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1991.tb00275.x>.
- Lunau, Klaus. 1992. „Innate Recognition of Flowers by Bumble Bees: Orientation of Antennae to Visual Stamen Signals". *Canadian Journal of Zoology* 70 (11): 2139–44. <https://doi.org/10.1139/z92-288>.
- MacIvor, J. Scott, a Laurence Packer. 2015. „‘Bee Hotels’ as Tools for Native Pollinator Conservation: A Premature Verdict?" Editoval Fabio S. Nascimento. *PLOS ONE* 10 (3): e0122126. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122126>.
- Martin, CS, a WM Farina. 2016a. „Honeybee floral constancy and pollination efficiency in sunflower (*Helianthus annuus*) crops for hybrid seed production". *APIDOLOGIE* 47 (2): 161–70. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0384-8>.
- Martin, CS, a WM Farina. 2016b. „Honeybee floral constancy and pollination efficiency in sunflower (*Helianthus annuus*) crops for hybrid seed production". *APIDOLOGIE* 47 (2): 161–70. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0384-8>.
- Matoušková, Eva, Jakub Štenc, a Zdeněk Janovský. 2023. „Innate preferences of *Eristalis tenax* L. (Syrphidae) for flower colour, size and symmetry are more intricate than the simple additive model". *BIOLOGICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY* 140 (1): 110–19. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad035>.
- McCabe, Lindsie M., a Neil S. Cobb. 2021. „From Bees to Flies: Global Shift in Pollinator Communities Along Elevation Gradients". *Frontiers in Ecology and Evolution* 8 (leden):626124. <https://doi.org/10.3389/fevo.2020.626124>.
- Niet, T van der, K Pires, a SL Steenhuisen. 2020. „Flower constancy of the Cape honey bee pollinator of two co-flowering *Erica* species from the Cape Floristic Region (South Africa)". *SOUTH AFRICAN JOURNAL OF BOTANY* 132 (srpen):371–77. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2020.06.007>.
- Nicholas, Sarah, Malin Thyselius, Marissa Holden, a Karin Nordström. 2018. „Rearing and Long-Term Maintenance of *Eristalis Tenax* Hoverflies for Research Studies". *Journal of Visualized Experiments*, č. 135 (květen), 57711. <https://doi.org/10.3791/57711>.
- Nityananda, V, a L Chittka. 2021. „Different effects of reward value and saliency during bumblebee visual search for multiple rewarding targets". *ANIMAL COGNITION* 24 (4): 803–14. <https://doi.org/10.1007/s10071-021-01479-3>.
- Nordström, K, J Dahlbom, VS Pragadheesh, S Ghosh, A Olsson, O Dyakova, SK Suresh, a SB Olsson. 2017. „In situ modeling of multimodal floral cues attracting wild pollinators across environments". *PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF THE UNITED STATES OF AMERICA* 114 (50): 13218–23. <https://doi.org/10.1073/pnas.1714414114>.
- Ollerton, Jeff, Ant Killick, Ellen Lamborn, Stella Watts, a Margaret Whiston. 2007. „Multiple Meanings and Modes: On the Many Ways to Be a Generalist Flower". *TAXON* 56 (3): 717–28. <https://doi.org/10.2307/25065855>.

- Orbán, Levente L., a Catherine M. S. Plowright. 2013. „The Effect of Flower-like and Non-Flower-like Visual Properties on Choice of Unrewarding Patterns by Bumblebees". *Naturwissenschaften* 100 (7): 621–31. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1059-9>.
- Orbán, LL, CMS Plowright, S Chartier, E Thompson, a V Xu. 2015. „Visual Choice Behavior by Bumblebees (*Bombus impatiens*) Confirms Unsupervised Neural Network's Predictions". *JOURNAL OF COMPARATIVE PSYCHOLOGY* 129 (3): 229–36. <https://doi.org/10.1037/a0039227>.
- Orford, Katherine A., Ian P. Vaughan, a Jane Memmott. 2015. „The Forgotten Flies: The Importance of Non-Syrphid Diptera as Pollinators". *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282 (1805): 20142934. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2934>.
- Otterstatter, MC, RJ Geegar, SR Colla, a JD Thomson. 2005. „Effects of parasitic mites and protozoa on the flower constancy and foraging rate of bumble bees". *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY* 58 (4): 383–89. <https://doi.org/10.1007/s00265-005-0945-3>.
- Page, Maureen L., a Neal M. Williams. 2023. „Honey Bee Introductions Displace Native Bees and Decrease Pollination of a Native Wildflower". *Ecology* 104 (2): e3939. <https://doi.org/10.1002/ecy.3939>.
- Papaj, DR, a AL Russell. 2024. „The relationship between preference and switching in flower foraging by bees". *BEHAVIORAL ECOLOGY AND SOCIOBIOLOGY* 78 (3). <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03456-5>.
- Phillips, Benjamin B., Aidan Williams, Juliet L. Osborne, a Rosalind F. Shaw. 2018. „Shared Traits Make Flies and Bees Effective Pollinators of Oilseed Rape (*Brassica Napus* L.)". *Basic and Applied Ecology* 32 (listopad):66–76. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.06.004>.
- Pontin, D.R., M.R. Wade, P. Kehrl, a S.D. Wratten. 2006. „Attractiveness of Single and Multiple Species Flower Patches to Beneficial Insects in Agroecosystems". *Annals of Applied Biology* 148 (1): 39–47. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2005.00037.x>.
- Rader, Romina, Bradley G. Howlett, Saul A. Cunningham, David A. Westcott, Linda E. Newstrom-Lloyd, Melanie K. Walker, David A.J. Teulon, a Will Edwards. 2009. „Alternative Pollinator Taxa Are Equally Efficient but Not as Effective as the Honeybee in a Mass Flowering Crop". *Journal of Applied Ecology* 46 (5): 1080–87. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01700.x>.
- Raine, NE, DK Rossmo, a SC Le Comber. 2009. „Geographic profiling applied to testing models of bumble-bee foraging". *JOURNAL OF THE ROYAL SOCIETY INTERFACE* 6 (32): 307–19. <https://doi.org/10.1098/rsif.2008.0242>.
- Rajan, Deepa, Aditi Mishra, Maansi Sharan, Gauri Gharpure, a Shannon Olsson. 2024. „Extinction of Innate Floral Preferences in the Pollinator *Eristalis Tenax*". <https://doi.org/10.1101/2024.09.20.613821>.
- Rammell, N.F., S.D. Gillespie, a E. Elle. 2019. „Visiting Insect Behaviour and Pollen Transport for a Generalist Oak-Savannah Wildflower, *Camassia Quamash*

- (Asparagaceae)". *The Canadian Entomologist* 151 (1): 58–68.
<https://doi.org/10.4039/tce.2018.58>.
- Raubenheimer, David, a Stephen J Simpson. 2018. „Nutritional Ecology and Foraging Theory". *Current Opinion in Insect Science* 27 (červen):38–45.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.002>.
- REAL, L, J OTT, a E SILVERFINE. 1982. „ON THE TRADEOFF BETWEEN THE MEAN AND THE VARIANCE IN FORAGING - EFFECT OF SPATIAL-DISTRIBUTION AND COLOR PREFERENCE". *ECOLOGY* 63 (6): 1617–23.
<https://doi.org/10.2307/1940101>.
- Rodríguez-Gasol, Neus, Jesús Avilla, Simó Alegre, a Georgina Alins. 2019. „Sphaerophoria Rueppelli Adults Change Their Foraging Behavior after Mating but Maintain the Same Preferences to Flower Traits". *BioControl* 64 (2): 149–58.
<https://doi.org/10.1007/s10526-019-09928-2>.
- Rollings, R, a D Goulson. 2019. „Quantifying the attractiveness of garden flowers for pollinators". *JOURNAL OF INSECT CONSERVATION* 23 (5–6): 803–17.
<https://doi.org/10.1007/s10841-019-00177-3>.
- Rossi, N, E Santos, S Salvarrey, N Arbulo, a C Invernizzi. 2015. „Determination of Flower Constancy in *Bombus atratus* Franklin and *Bombus bellicosus* Smith (Hymenoptera: Apidae) through Palynological Analysis of Nectar and Corbicular Pollen Loads". *NEOTROPICAL ENTOMOLOGY* 44 (6): 546–52. <https://doi.org/10.1007/s13744-015-0322-5>.
- Shi, J, YB Luo, P Bernhardt, JC Ran, ZJ Liu, a Q Zhou. 2009. „Pollination by deceit in *Paphiopedilum barbigerrum* (Orchidaceae): a staminode exploits the innate colour preferences of hoverflies (Syrphidae)". *PLANT BIOLOGY* 11 (1): 17–28.
<https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00120.x>.
- Shibata, Akari, a Gaku Kudo. 2020. „Floral Abundance and Bee Density Affect Species-Specific Foraging Patterns of Alpine Bumble Bees". *Arthropod-Plant Interactions* 14 (6): 771–83. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09787-0>.
- Smithson, A., a M. R. Macnair. 1996. „Frequency-dependent Selection by Pollinators: Mechanisms and Consequences with Regard to Behaviour of Bumblebees *Bombus Terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae)". *Journal of Evolutionary Biology* 9 (5): 571–88. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1996.9050571.x>.
- Steffan-Dewenter, I., A.-M. Klein, V. Gaebele, T. Alfert, a T. T. & Tschardtke. 2006. „Bee diversity and plant-pollinator interactions in fragmented landscapes". In *In N. M. Waser, J. Ollerton (Eds.), Specialisation and generalisation in plant-pollinator interactions*, 387 – 407. Chicago: University of Chicago Press.
- Stout, JC, JA Allen, a D Goulson. 1998. „The influence of relative plant density and floral morphological complexity on the behaviour of bumblebees". *OECOLOGIA* 117 (4): 543–50. <https://doi.org/10.1007/s004420050691>.
- Sutherland, JP, MS Sullivan, a GM Poppy. 1999. „The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly, *Episyrphus balteatus*". *ENTOMOLOGIA*

- EXPERIMENTALIS ET APPLICATA* 93 (2): 157–64. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1999.00574.x>.
- Štenc, Jakub, Lukáš Janošík, Eva Matoušková, Jiří Hadrava, Michael Mikát, a Janovský. 2023. „Pollinator Visitation Closely Tracks Diurnal Patterns in Pollen Release". *American Journal of Botany* 110 (6): e16179. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16179>.
- Thomson, James D. 1981. „Field Measures of Flower Constancy in Bumblebees". *American Midland Naturalist* 105 (2): 377. <https://doi.org/10.2307/2424756>.
- Thomson, James D, Hannah F Fung, a Jane E Ogilvie. 2019. „Effects of Spatial Patterning of Co-Flowering Plant Species on Pollination Quantity and Purity". *Annals of Botany* 123 (2): 303–10. <https://doi.org/10.1093/aob/mcy120>.
- Tolasz, Radim, Tat'ána Míková, Anna Valeriánová, Vít Vozenílek, Rudolf Brázdil, Otto Bulír, Petr Dobrovolný, Martin Dubrovský, Lenka Hájková, a Zuzana Bastýrová, ed. 2007. *Atlas podnebí Česka: = Climate atlas of Czechia*. Praha: Cesky Hydrometeorolog. Ústav.
- Troje, Nikolaus. 1993. „Spectral Categories in the Learning Behaviour of Blowflies". *Zeitschrift Für Naturforschung C* 48 (1–2): 96–104. <https://doi.org/10.1515/znc-1993-1-218>.
- Van Dyck, Hans, Arco J. Van Strien, Dirk Maes, a Chris A. M. Van Swaay. 2009. „Declines in Common, Widespread Butterflies in a Landscape under Intense Human Use". *Conservation Biology* 23 (4): 957–65. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01175.x>.
- Venables, B. A. B., a Edward Morley Barrows. 1986. „Skippers: pollinators or nectar thieves?" *Journal of The Lepidopterists Society* 39:299–312.
- Waser, Nickolas M. 1986. „Flower Constancy: Definition, Cause, and Measurement". *The American Naturalist* 127 (5): 593–603.
- Waser, N.M. 2006. „Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective". *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*, leden.
- Weiner, Christiane Natalie, Michael Werner, Karl Eduard Linsenmair, a Nico Blüthgen. 2014. „Land-use Impacts on Plant–Pollinator Networks: Interaction Strength and Specialization Predict Pollinator Declines". *Ecology* 95 (2): 466–74. <https://doi.org/10.1890/13-0436.1>.
- WELLS, H, a PH WELLS. 1986. „OPTIMAL DIET, MINIMAL UNCERTAINTY AND INDIVIDUAL CONSTANCY IN THE FORAGING OF HONEY-BEES, APIS-MELLIFERA". *JOURNAL OF ANIMAL ECOLOGY* 55 (3): 881–91. <https://doi.org/10.2307/4422>.
- Willmer, P. G., H. Cunnold, a G. Ballantyne. 2017a. „Insights from Measuring Pollen Deposition: Quantifying the Pre-Eminence of Bees as Flower Visitors and Effective Pollinators". *Arthropod-Plant Interactions* 11 (3): 411–25. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9528-2>.

Willmer, P. G., H. Cunnold, a G. Ballantyne. 2017b. „Insights from Measuring Pollen Deposition: Quantifying the Pre-Eminence of Bees as Flower Visitors and Effective Pollinators". *Arthropod-Plant Interactions* 11 (3): 411–25. <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9528-2>.

Wojcik, Victoria A, Lora A Morandin, Laurie Davies Adams, a Kelly E Rourke. 2018. „Floral Resource Competition Between Honey Bees and Wild Bees: Is There Clear Evidence and Can We Guide Management and Conservation?" *Environmental Entomology* 47 (4): 822–33. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy077>.

Zhang, B, R Classen-Bockhoff, ZQ Zhang, S Sun, YJ Luo, a QJ Li. 2011. „Functional implications of the staminal lever mechanism in *Salvia cyclostegia* (Lamiaceae)". *ANNALS OF BOTANY* 107 (4): 621–28. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr011>.

Další použité zdroje

EUROPEAN COURT OF AUDITORS. Protection of wild pollinators in the EU — Commission initiatives have not borne fruit [online]. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2020 [cit. 2024-12-12]. Dostupné z: <https://www.eca.europa.eu>

EVROPSKÁ KOMISE. Evropská strategie pro ochranu opylovačů [online]. Brusel: Evropská komise, 2018 [cit. 2024-12-12]. Dostupné z: <https://ec.europa.eu>

HEJDA, Radek, Jan FARKAČ a Karel CHOBOT. Červený seznam ohrožených druhů České republiky: Bezobratlí [online]. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 2017 [cit. 2024-12-12]. Dostupné z: <https://www.priroda.nature.cz/index.php/priroda/article/view/30>

NAŘÍZENÍ EVROPSKÉHO PARLAMENTU A RADY (EU) 2024/1991 ze dne 24. června 2024 o obnově přírody a o změně nařízení (EU) 2022/869. Úřední věstník Evropské unie.

OPENSTREETMAP contributors. OpenStreetMap [online]. 2024. Dostupné z: <https://www.openstreetmap.org>

SDĚLENÍ KOMISE EVROPSKÉMU PARLAMENTU, RADĚ, EVROPSKÉMU HOSPODÁŘSKÉMU A SOCIÁLNÍMU VÝBORU A VÝBORU REGIONŮ: Revize Iniciativy EU týkající se opylovačů. Nová dohoda pro opylovače. {SWD(2023) 18 final}. Brusel: Evropská komise, 2023 [online]. Dostupné z: <https://eur-lex.europa.eu>

SMĚRNICE RADY 92/43/EHS ze dne 21. května 1992 o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin. Úřední věstník Evropských společenství, L 206, str. 7–50, 22. července 1992.

Včely v Evropě. *Evropa v datech* [online]. 2023 [cit. 2024-12-12]. Dostupné z: <https://www.evropavdatech.cz/clanek/61-vcely-v-evrope/>

Vyhláška č. 395/1992 Sb., kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny [online]. 11. června 1992. Dostupné z: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-395>

Zákon č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny [online]. 19. února 1992. Dostupné z: <https://www.zakonyprolidi.cz/cs/1992-114>

7. Přílohy

Příloha 1 – Seznam 70 studií použitých pro kvalitativní posouzení dosavadního poznání ve věrnosti a preferencích čmeláků, včely medonosné a pestřenek. Zaznamenány byly informace: cílová skupina opylovačů, použitá metoda, studovaná proměnná a jakým způsobem byla proměnná kvantifikována.

Byly studovány tyto skupiny: *Apis mellifera*, *Bombus* spp. a *Syrphidae*

Použité metody: pylová analýza, terénní pozorování a umělé květy

Bylo vytvořeno 13 kategorií způsobů kvantifikace proměnných, všechny ostatní metody spadaly do kategorie jiné.

Článek	Studovaná skupina	Metoda	Proměnná	Kvantifikace proměnné
Ambrosino et al. 2006	<i>Syrphidae</i>	terénní pozorování	preferenze k barvě	jiné
An et al. 2018	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	vrozené i naučené preference	jiné
Austin, Horack, a Dunlap 2019	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	Constancy index a Bateman's index
Babaei et al. 2018	<i>Syrphidae</i>	pylová analýza	věrnost	% zastoupení konspecifického pylu
Baek, Garcia, a Papaj 2024	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	Bateman's index
Balamurali et al. 2018	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Banschbach 1994	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Bateman 1951	<i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	věrnost	Bateman's index
Baude et al. 2011	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	Bateman's index
Bruninga-Socular et al. 2023	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	pravděpodobnost návštěvy určitého typu květiny v závislosti na odměně
Day et al. 2015	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	preferenze k barvě	jiné
De Jager, Dreyer, a Ellis 2011	<i>Apis mellifera</i>	terénní pozorování	věrnost	Constancy Index

Dinkel a Lunau 2001	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	vrozené preference	jiné
Dyer a Murphy 2009	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	preference k barvě	jiné
Free 1970	<i>Bombus</i> spp.	pylová analýza	věrnost	% zastoupení konspecifického pylu
Gegear a Thomson 2004	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	Constancy index
Gegear a Laverty 2005	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	Constancy index a Bateman's index
Gegear a Laverty 2004	<i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Geslin et al. 2013	<i>Syrphidae</i>	terénní pozorování	věrnost	jiné
Giurfa 1991	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	naučené preference	procenta přistání na jednotlivých barvách
Goodale et al. 2014	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Dave Goulson a Wright 1998	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	věrnost	jiné
Grüter et al. 2011	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Gyan a Woodell 1987	Apodae, <i>Syrphidae</i>	pylová analýza	věrnost	% zastoupení konspecifického pylu
Heinrich 1976	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	změna věrnosti na základě odměny
Heuschen, Gumbert, a Lunau 2005	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	frekvence přiblížení opylovačů k jednotlivým květům
Hill, Wells, a Wells 1997	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	preference k barvě	četnost návštěv jednoho květu v poměru k celkovému počtu návštěv
Hill, Hollis, a Wells 2001	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	věrnost	jiné
Hsu a Yang 2012	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	preference k barvě	jiné
Chittka, Gumbert, a Kunze 1997	<i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Ishii a Masuda 2014	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Janovský et al. 2017	<i>Syrphidae</i>	terénní pozorování	věrnost	jiné
Jaworski et al. 2015	<i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	rozdíl mezi naučenými a	proporce opylovačů, kteří zvolili určitý typ rostliny během prvního rozhodnutí

			vrozenými preferencemi	
King 1993	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Klečka et al. 2018	<i>Syrphidae</i>	terénní pozorování	preference	jiné
Kozuharova 2018	<i>Bombus</i> spp.	pylová analýza	věrnost	% zastoupení konspecifického pylu
Lichtenberg, Irwin, a Bronstein 2020	<i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	věrnost	jiné
Lucas et al. 2018	<i>Syrphidae</i>	pylová analýza	preference	jiné
K Lunau a Maier 1995	<i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	vrozené preference	jiné
LUNAU a WACHT 1994	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	vrozené preference	jiné
K. Lunau, Wacht, a Chittka 1996	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Klaus Lunau 1991	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Klaus Lunau 1992	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
LUNAU a WACHT 1994	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	vrozená preference	jiné
Martin a Farina 2016b	<i>Apis mellifera</i>	pylová analýza	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Matoušková, Štenc, a Janovský 2023	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	vrozené preference	jiné
Nityananda a Chittka 2021	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Nordström et al. 2017	<i>Syrphidae</i>	terénní pozorování	vrozená preference	jiné
L. L. Orbán a Plowright 2013	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	odchylka od šance (50:50 ve volbě mezi dvěma vzory.
L. Orbán et al. 2015	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Otterstatter et al. 2005	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	věrnost	Constancy Index
Papaj a Russell 2024	<i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	vrozené preference	četnost návštěv jednoho květu v poměru k celkovému počtu návštěv
Raine, Rossmo, a Le Comber 2009	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	procento návštěv jednoho květu před prvním kontaktem s odměnou na druhém

Rajan et al. 2024	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	naučená preference	jiné
Rammell, Gillespie, a Elle 2019	Apodae, Syrphydae	pylová analýza	věrnost	% zastoupení konspecifického pylu
Raubenheimer a Simpson 2018	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Real, Ott, a Silverfine 1982	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	vrozené preference	jiné
Rodríguez-Gasol et al. 2019	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	preference k barvě	jiné
Rollings a Goulson 2019	<i>Syrphidae</i>	terénní pozorování	preference	jiné
Rossi et al. 2015	<i>Bombus</i> spp.	pylová analýza	věrnost	jiné
Shi et al. 2009	<i>Syrphidae</i>	terénní pozorování	preference k barvě	počet přistání opylovače na různě zbarvené části květu
Smithson a Macnair 1996	<i>Bombus</i> spp.	umělé květy	naučené preference	jiné
Stout, Allen, a Goulson 1998	<i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	věrnost	podíl věrných a nevěrných výběrů
Sutherland, Sullivan, a Poppy 1999	<i>Syrphidae</i>	umělé květy	preference k barvě, velikosti	jiné
van der Niet, Pires, a Steenhuisen 2020	<i>Apis mellifera</i>	pylová analýza	věrnost	Constancy Index
Wells a Wells 1986	<i>Apis mellifera</i>	umělé květy	věrnost	jiné
Willmer, Cunnold, a Ballantyne 2017b	Apodae, Syrphydae	pylová analýza	věrnost	% zastoupení konspecifického pylu
Zhang et al. 2011	<i>Bombus</i> spp.	terénní pozorování	preference	četnost návštěv jednoho květu v poměru k celkovému počtu návštěv

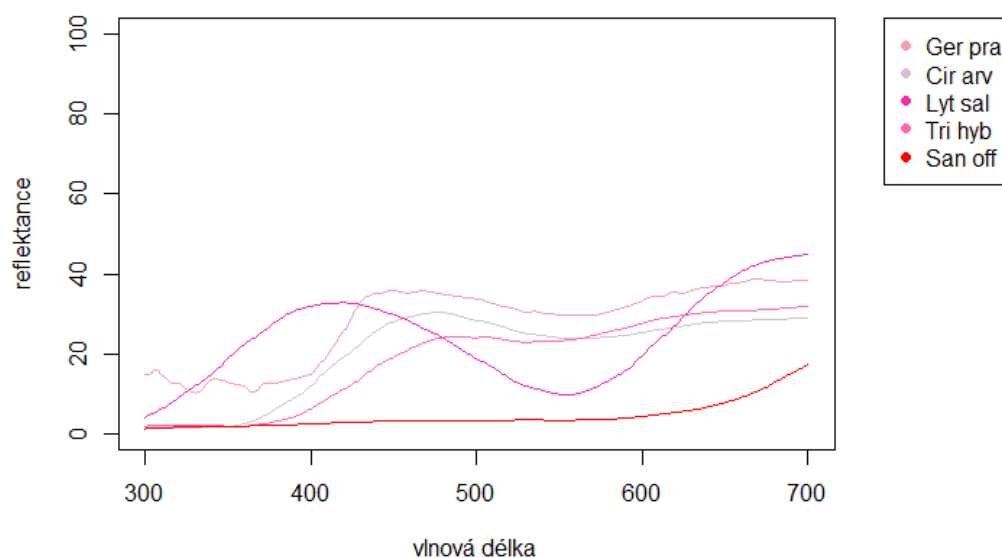
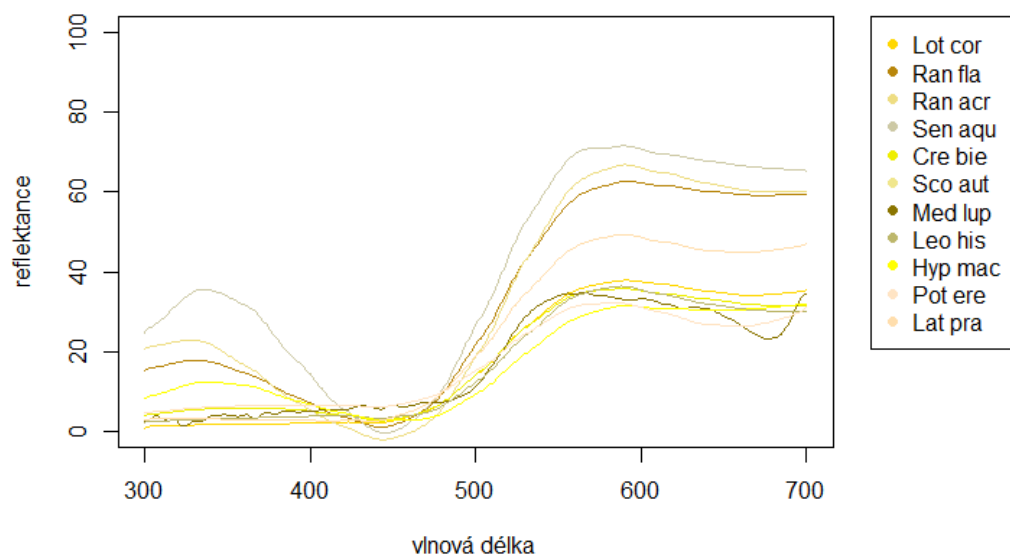
Příloha 2 – Metodika sběru dat pro květní nabídku lokalit

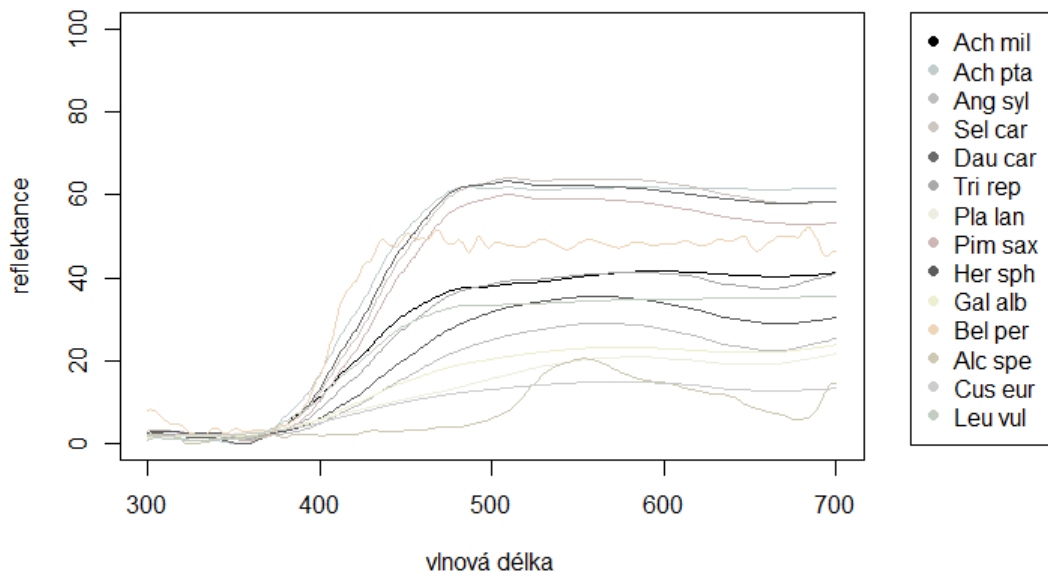
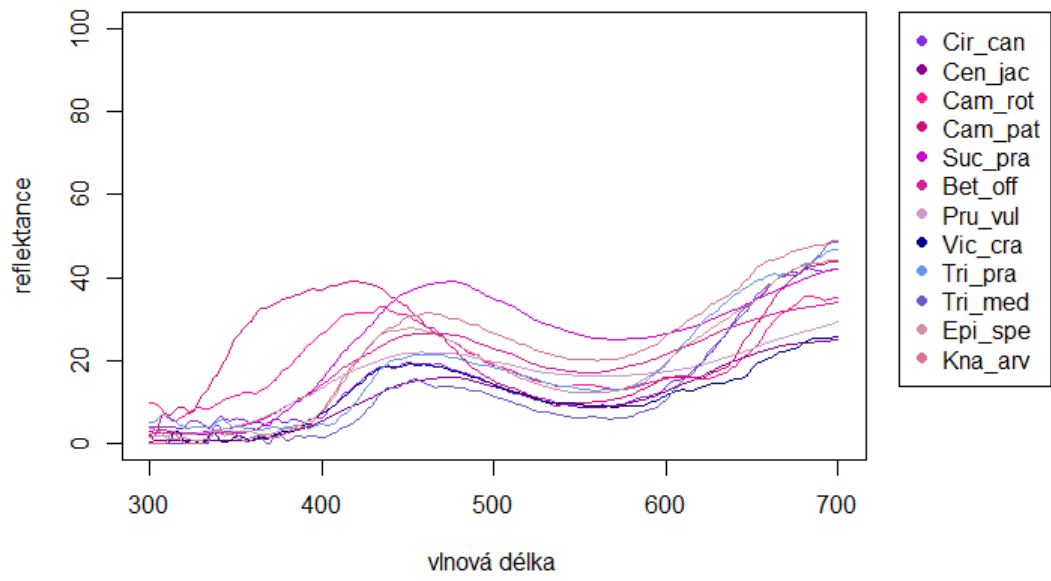
A) Seznam lokalit, na kterých byla zaznamenána květní nabídka

název lokality	GPS souřadnice	rozloha (ha)	počet transektů
Na nové kopanině	49.8418350N, 15.1538731E	1.44	3
Na kratinách	49.8503689N, 15.1419961E	0.2	3
Za hřbitovem	49.8569231N, 15.1434553E	0.3	3
U kostela sv. Jana	49.8569906N, 15.1494231E	0.04	2
Jezero	49.8344242N, 15.1761003E	0.09	2
Krasoňovice	49.8771231N, 15.2183397E	1	3

B) Spektra vlnových délek všech rostlin zaznamenaných na lokalitách.

Grafy pro přehlednost jsou rozděleny dle barevné podobnosti.





Příloha 3.A-E – Datové soubory, případně pouze jejich kontingenční tabulky, vstupující do hlavních analýz

A) Kontingenční tabulka datového souboru pro analýzu preferencí

Druhy opylovačů	Počet k. kombinací	Celkové n	Průměrné n na jeden start	Průměrná preference
<i>Apis mellifera</i>	4	534	67	0.43
<i>Bombus lapidarius</i> agg.	3	503	84	0.22
<i>Bombus pascuorum</i>	2	400	100	0.11
<i>Bombus terrestris</i> agg.	3	328	66	0.22
<i>Eristalis arbustorum</i>	3	303	51	0.23
<i>Eristalis interruptus</i>	6	1194	100	0.13
<i>Eristalis intricaria</i>	1	48	48	0.15
<i>Eristalis pertinax</i>	1	152	76	0.19
<i>Eristalis tenax</i>	6	1085	90	0.28
<i>Helophilus trivittatus</i>	3	526	105	0.14
<i>Sericomyia silentis</i>	2	145	48	0.06

B) Kontingenční tabulka datového souboru pro analýzu věrnosti a magnitudy preferencí

Druhy opylovačů	Počet k. kombinací	Celkové n	Průměrné n na jeden start	Průměrná věrnost	Průměrná magnituda preferencí
<i>Apis mellifera</i>	4	534	67	0.87	0.44
<i>Bombus lapidarius</i> agg.	3	503	84	0.41	0.29
<i>Bombus pascuorum</i>	2	400	100	0.17	0.09
<i>Bombus terrestris</i> agg.	2	291	73	0.32	0.12
<i>Eristalis arbustorum</i>	1	98	49	0.29	0.18
<i>Eristalis interruptus</i>	4	921	115	0.22	0.05
<i>Eristalis tenax</i>	4	800	100	0.45	0.09
<i>Helophilus trivittatus</i>	1	248	124	0.19	0.07
<i>Sericomyia silentis</i>	1	82	41	0.10	0.03

C) Datový soubor pro analýzu posouzení vlivu pohlaví na chování opylovačů

lokalita	druhO	pohl	start	cil1	cil2	n.cil1	n.cil2	n.pozor	p1	p2
Handrkov	<i>Eristalis interruptus</i>	F	Suc_pra	Suc_pra	Ach_mil	47	52	99	47%	53%
Handrkov	<i>Eristalis interruptus</i>	F	Suc_pra	Suc_pra	Ang_syl	55	30	85	65%	35%
Handrkov	<i>Eristalis interruptus</i>	M	Suc_pra	Suc_pra	Ach_mil	50	30	80	63%	38%
Handrkov	<i>Eristalis interruptus</i>	M	Suc_pra	Suc_pra	Ang_syl	22	11	33	67%	33%
Handrkov	<i>Eristalis tenax</i>	F	Suc_pra	Suc_pra	Cen_jac	27	21	48	56%	44%
Handrkov	<i>Eristalis tenax</i>	M	Suc_pra	Suc_pra	Cen_jac	44	23	67	66%	34%
Kopanina	<i>Eristalis tenax</i>	F	Suc_pra	Suc_pra	Cre_bie	68	12	80	85%	15%
Kopanina	<i>Eristalis tenax</i>	M	Suc_pra	Suc_pra	Cre_bie	61	9	70	87%	13%

D) Datový soubor pro analýzu posouzení vlivu sezóny na chování opylovačů

rok	lokalita	druhO	start	cil1	cil2	n.cil1	n.cil2	n.pozor	p1	p2
2022	Kopanina	<i>Eristalis tenax</i>	Cre_bie	Cre_bie	Suc_pra	49	5	54	91%	9%
2023	Kopanina	<i>Eristalis tenax</i>	Cre_bie	Cre_bie	Suc_pra	69	11	80	86%	14%
2022	Kopanina	<i>Eristalis tenax</i>	Suc_pra	Suc_pra	Cre_bie	57	6	63	90%	10%
2023	Kopanina	<i>Eristalis tenax</i>	Suc_pra	Suc_pra	Cre_bie	77	15	92	84%	16%
2022	Handrkov	<i>Bombus lapidarius</i> agg.	Suc_pra	Suc_pra	Cen_jac	28	29	57	49%	51%
2023	Handrkov	<i>Bombus lapidarius</i> agg.	Suc_pra	Suc_pra	Cen_jac	42	36	78	54%	46%
2022	Handrkov	<i>Bombus pascuorum</i>	Suc_pra	Suc_pra	Cen_jac	34	23	57	60%	40%
2023	Handrkov	<i>Bombus pascuorum</i>	Suc_pra	Suc_pra	Cen_jac	44	20	64	69%	31%
2022	Handrkov	<i>Bombus lapidarius</i> agg.	Cen_jac	Cen_jac	Suc_pra	28	16	44	64%	36%
2023	Handrkov	<i>Bombus lapidarius</i> agg.	Cen_jac	Cen_jac	Suc_pra	57	17	74	77%	23%
2022	Handrkov	<i>Bombus pascuorum</i>	Cen_jac	Cen_jac	Suc_pra	45	25	70	64%	36%
2023	Handrkov	<i>Bombus pascuorum</i>	Cen_jac	Cen_jac	Suc_pra	41	35	76	54%	46%

E) Kontingenční tabulka datového souboru pro analýzu naučených preferencí

Druhy opylovačů	Počet k. kombinací	Celkové n	Průměrné n na jeden start	Průměrná naučená preference
<i>Apis mellifera</i>	3	428	71	0.04
<i>Bombus lapidarius</i> agg.	1	239	120	0.08
<i>Bombus pascuorum</i>	1	117	59	-0.27
<i>Eristalis arbustorum</i>	1	95	48	-0.20
<i>Eristalis interruptus</i>	2	343	86	0.05
<i>Eristalis tenax</i>	1	199	100	0.09

Příloha 4 – Souhrnná tabulka počtu pozorování v rámci květních kombinací u jednotlivých druhů opylovačů

Květní kombinace	<i>Apis mellifera</i>	<i>Bombus lapidarius</i> agg.	<i>Bombus pascuorum</i>	<i>Bombus terrestris</i> agg.	<i>Eristalis arbustorum</i>	<i>Eristalis interruptus</i>
Ach_milXAng_syl	x	x	x	x	98	264
Ach_milXSuc_pra	x	x	x	x	109	347
Ang_sylXDau_car	x	x	x	x	16	71
Ang_sylXSuc_pra	x	1	x	x	70	308
Bet_offXCir_can	x	64	112	106	x	x
Bet_offXSuc_pra	x	x	125	x	x	x
Cen_jacXLot_cor	101	28	6	10	x	x
Cen_jacXSuc_pra	235	389	288	169	50	155
Cen_jacXTri_rep	133	146	8	1	x	x
Hyp_macXSuc_pra	91	x	x	40	x	x
Sel_carXAng_syl	x	x	x	x	x	77
Sel_carXDau_car	x	x	x	x	35	66
Suc_praXAch_pta	x	x	x	x	61	263
Suc_praXCre_bie	233	8	x	1	10	6
Suc_praXLyt_sal	x	x	x	x	x	21
Květní kombinace	<i>Eristalis intricaria</i>	<i>Eristalis pertinax</i>	<i>Eristalis tenax</i>	<i>Helophilus trivittatus</i>	<i>Sericomyia silentis</i>	celkem
Ach_milXAng_syl	x	97	36	x	x	495
Ach_milXSuc_pra	x	12	166	x	x	634
Ang_sylXDau_car	x	x	1	x	x	88
Ang_sylXSuc_pra	x	81	86	2	1	549
Bet_offXCir_can	x	x	x	x	x	282
Bet_offXSuc_pra	x	x	x	x	x	125
Cen_jacXLot_cor	x	x	x	x	x	145
Cen_jacXSuc_pra	49	15	256	249	82	1937
Cen_jacXTri_rep	x	x	1	x	x	289
Hyp_macXSuc_pra	x	x	29	x	x	160
Sel_carXAng_syl	x	x	19	x	x	96
Sel_carXDau_car	x	6	11	x	x	118
Suc_praXAch_pta	x	7	135	35	4	505
Suc_praXCre_bie	x	354	x	7	1	620
Suc_praXLyt_sal	x	x	20	24	x	65

Příloha 5.A-E – Květní nabídky na jednotlivých lokalitách

A) Květní nabídka (počet kvetoucích lodyh v transektu) lokality Na nové kopanině mezi lety 2022 a 2023

druhy	2022	2023
<i>Trifolium repens</i>	485	2
<i>Crepis biennis</i>	280	42
<i>Plantago lanceolata</i>	246	31
<i>Achillea millefolium</i> agg.	219	104
<i>Centaurea jacea</i>	92	39
<i>Achillea ptarmica</i>	51	26
<i>Lathyrus pratensis</i>	38	14
<i>Ranunculus acris</i>	35	13
<i>Ranunculus flammula</i>	33	0
<i>Trifolium pratense</i>	30	0
<i>Prunella vulgaris</i>	29	209
<i>Sanguisorba officinalis</i>	20	15
<i>Potentilla erecta</i>	0	32
<i>Cuscuta europaea</i>	9	1
<i>Hypericum maculatum</i>	4	9
<i>Trifolium hybridum</i>	4	0
<i>Galium album</i>	4	0
<i>Heracleum sphondylium</i>	3	0
<i>Leontodon hispidus</i>	1	0
<i>Succisa pratensis</i>	33	59
SUMA	1616	596

B) Květní nabídka lokality Za hřbitovem s posouzením barevné podobnosti k čertkusu lučnícímu (ANO = podobné) a porovnání abundancí těchto podobných rostlinných druhů (SUMA pestřenky) k alternativnímu zkoumanému druhu (*Achillea millefolium* agg.).

<u>Za hřbitovem</u>	barevná podobnost	abundance
druhy	pestřenky	celkový počet lodyh v transektech
<i>Plantago lanceolata</i>	ANO	818
<i>Trifolium repens</i>	ANO	154
<i>Pimpinella saxifraga</i>	ANO	108
<i>Campanula rotundifolia</i>	ANO	69
<i>Lotus corniculatus</i>	ANO	44
<i>Centaurea jacea</i>	ANO	43
<i>Galium album</i>	ANO	41
<i>Hypericum maculatum</i>		32
<i>Scorzoneroides autumnalis</i>	ANO	15
<i>Prunella vulgaris</i>	ANO	10
<i>Crepis biennis</i>	ANO	6
<i>Heracleum sphondylium</i>	ANO	4
<i>Leontodon hispidus</i>	ANO	4
<i>Ranunculus acris</i>		3
<i>Vicia cracca</i>	ANO	1
<i>Alchemilla</i> sp.	ANO	1
SUMA pestřenky	x	1318
<i>Achillea millefolium</i> agg.	ANO	512

C) Květní nabídka lokality Na Kratinách. Popis na obdobném principu jako u tabulky B).

<u>Na Kratinách</u>	barevná podobnost	abundance
druhy	včely	celkový počet lodyh v transektech
<i>Sanguisorba officinalis</i>		345
<i>Lotus corniculatus</i>		272
<i>Plantago lanceolata</i>	ANO	208
<i>Geranium pratense</i>		183
<i>Ranunculus flammula</i>		132
<i>Campanula rotundifolia</i>		127
<i>Scorzoneroides autumnalis</i>		69
<i>Leontodon hispidus</i>		51
<i>Pimpinella saxifraga</i>		22
<i>Lathyrus pratensis</i>		18
<i>Ranunculus acris</i>		13
<i>Crepis biennis</i>		10
<i>Senecio aquaticus</i>		8
<i>Trifolium hybridum</i>	ANO	7
<i>Trifolium repens</i>		6
<i>Trifolium pratense</i>	ANO	4
<i>Achillea millefolium</i>		4
<i>Lythrum salicaria</i>		4
<i>Cirsium arvense</i>	ANO	3
<i>Galium album</i>	ANO	1
<i>Heracleum sphondylium</i>		1
SUMA včely	x	223
<i>Centaurea jacea</i>	ANO	223

D) Květní nabídka lokality U kostela sv. Jana Křtitele. Popis na obdobném principu jako u tabulky B).

<u>U kostela sv. Jana Křtitele</u>	1. barevná podobnost		abundance
druhy	včely	pestřenky	celkový počet lodyh v transektech
<i>Galium album</i>	ANO	ANO	221
<i>Plantago lanceolata</i>	ANO	ANO	135
<i>Lathyrus pratensis</i>		ANO	35
<i>Scorzoneroides autumnalis</i>		ANO	45
<i>Trifolium pratense</i>	ANO	ANO	20
<i>Bellis perennis</i>	ANO	ANO	10
<i>Trifolium repens</i>		ANO	18
<i>Medicago lupulina</i>		ANO	1
<i>Campanula sp.</i>		ANO	5
<i>Achillea millefolium</i>		ANO	2
<i>Heracleum sphondylium</i>		ANO	2
<i>Prunella vulgaris</i>	ANO	ANO	3
<i>Epilobium sp.</i>	ANO	ANO	2
<i>Trifolium medium</i>	ANO	ANO	2
SUMA včely	x	x	391
SUMA pestřenky	x	x	497
<i>Crepis biennis</i>	x	ANO	177

E) Květní nabídka lokality Údolí Vrchlice. Popis na obdobném principu jako u tabulky B).

<u>Údolí Vrchlice</u>	barevná podobnost	abundance
druhy	včely (dist<0.1)	celkový počet lodyh v transektech
<i>Galium album</i>	ANO	199
<i>Plantago lanceolata</i>	ANO	169
<i>Centaurea jacea</i>	ANO	153
<i>Achillea millefolium</i> agg.		55
<i>Lathyrus pratensis</i>		53
<i>Hypericum maculatum</i>		17
<i>Cirsium arvense</i>	ANO	15
<i>Sanguisorba officinalis</i>		10
<i>Cuscuta europaea</i>	ANO	8
<i>Cirsium canum</i>		7
<i>Pimpinella saxifraga</i>		5
<i>Leucantheum vulgare</i>		2
<i>Campanula patula</i>		2
<i>Prunella vulgaris</i>	ANO	2
<i>Lythrum salicaria</i>		2
<i>Knautia arvensis</i>		1
SUMA včely	x	546
<i>Betonica officinalis</i>	ANO	100