

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: BBI



Eva Matoušková

Pohyb a orientace opylovačů na malých prostorových škálách

Pollinator movement and orientation at small spatial scales

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce: Mgr. Zdeněk Janovský, Ph.D.

Praha 2019

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.

V Praze dne 16. 8. 2019

Eva Matoušková

Poděkování

Chtěla bych poděkovat všem, kteří mě při psaní práce podpořili a tím značnou měrou přispěli k jejímu vzniku. Hlavní dík patří mému školiteli Zdeňkovi Janovskému za zajímavé diskuse a podnětné připomínky k psaní práce i dalšímu odbornému rozvoji. Nemenší dík patří Jiřímu Setnickovi za stálou podporu v biologii i v životě.

Děkuji taktéž všem přednášejícím a vedoucím z akcí pro středoškolské studenty, jmenovitě ze sdružení Arachne, Fluorescenční noci a Běstviny, za nejen odborné rady do života. V neposlední řadě patří velký dík mé rodině, v níž jsem vždy měla laskavou podporu a jež mě už od malička vedla k lásce k přírodě a zájmu o poznávání světa kolem sebe.

Abstrakt

Opylování je zajímavá a komplexní interakce mezi hmyzem a rostlinou, která je nezbytná pro celou škálu roslin a živočichů. Pestřenkovití (Diptera: Syrphidae) a včely (Hymenoptera: Anthophila) jsou jedni z nejčastějších opylovačů ve středoevropské krajině a většinou se podílí na opylování místních rostlin. Pro zajištění opylení je nutný přesun opylovače z jednoho květu rostliny konkrétního druhu na další květ rostliny stejného druhu. Tento pohyb je ovlivňován celou řadou faktorů vycházejících jak z vlastností prostředí, tak z vlastností opylovače samotného.

Tato práce si klade za cíl prozkoumat vlastnosti ovlivňující přelet opylovače mezi rostlinami na malých prostorových škálách, utřídit poznatky o vlivu vlastností prostředí i vlastnostech opylovače, srovnat rozdíly mezi skupinou pestřenkovitých a včel a naznačit možné směry dalšího výzkumu v této oblasti.

Klíčová slova: opylování, pestřenky, včely, Syrphidae, Anthophila, pohyb

Abstract

Pollination is interesting and complex interaction between insects and plants which is essential for a wide spectrum of plants and animals. Hoverflies (Diptera: Syrphidae) and bees (Hymenoptera: Anthophila) are one of the most common pollinators in the Central Europe and are mostly involved in pollination of local plants. To maintain pollination, it is necessary the movement of pollinator from one flower of a specific species to another flower of the same species. This movement is affected by a number of factors based on both the environmental and pollinator traits.

The aim of this work is to explore the nature of traits affecting pollinator flight between plants on small spatial scales, to classify the knowledge about the influence of pollinator and ambient effects to compare the differences between hoverflies and bees and suggest further possible fields of research.

Keywords: pollination, hoverflies, bees, Syrphidae, Anthophila, movement

Obsah

1 Úvod	2
1.1 Motivace opylovače	2
1.2 Rozdělení faktorů	3
2 Charakteristika skupin	5
2.1 Včely	5
2.2 Pestřenky	6
3 Vnější faktory	8
3.1 Teplota a osvit	8
3.1.1 Způsoby zahřívání	9
3.1.2 Nízké teploty	10
3.2 Vítr	11
3.3 Vlastnosti rostlin	11
3.3.1 Barva	12
3.3.2 Tvar	13
3.3.3 Velikost, shlukovitost a výška rostlinné populace	13
3.3.4 Odměny	14
4 Smysly	15
4.1 Zrak	15
4.1.1 Stavba ommatidia hmyzu	15
4.1.2 Rozlišení	16
4.1.3 Barevné vidění	17
4.1.4 Polarizované světlo	18
4.2 Čich a chuť	18
4.3 Detekce elektrického pole	20
5 Stavba křídla a letové vlastnosti	21
6 Závěr	23
Literatura	24

1. Úvod

Opylování je velmi důležitá a zajímavá interakce, která ovlivňuje značnou část bioty Země. Nejen, že je nezbytné pro mnoho volně rostoucích kvetoucích rostlin (Ollerton *a kol.*, 2011), ale je i důležité pro mnoho významných kulturních plodin a v současné době nejsme schopni jej žádným technologickým postupem spolehlivě nahradit (Potts *a kol.*, 2018).

První záznamy o hmyzím opylování máme již z křídly a někteří autoři se domnívají, že jeho počátky sahají až do jury. Započalo pravděpodobně jako predace pylu a postupem času se rozvinulo v komplexní interakci hmyz-rostlina (Cai *a kol.*, 2018). Mezi první hmyzí opylovače zřejmě patřili brouci, opylovanými rostlinami byly zejména cykasy. Velký rozvoj opylování tak, jak jej známe dnes, nastal v křídě, kdy proběhla radiace krytosemenných rostlin a zároveň i radiace včel (Cardinal a Danforth, 2013; Cappellari *a kol.*, 2013). V dnešní době již na světě existuje víc jak 100 000 druhů opylovačů, na kterých je možné studium různě těsné koevoluce s rostlinami.

1.1 Motivace opylovače

Pro pohyb opylovače v prostoru je velmi důležitá jeho motivace. Opylovač chce v ideálním případě maximalizovat svou odměnu a snaží se tedy pohybovat tak, aby to pro něj bylo co nejvýhodnější. Toto chování lze popsat pomocí modelu teorie optimálního zisku potravy (MacArthur a Pianka, 1966; Schoener, 1969; Zimmerman, 1982; Krebs *a kol.*, 1977). Ten popisuje způsob, jakým se organismus, v našem případě opylovač, snaží maximalizovat svůj zisk potravy. Nejjednodušší model optimálního zisku potravy vypadá takto:

$$\frac{E}{T_H + T_S}$$

Zprvu se opylovač pohybuje se po prostoru a vyhledává zdroj potravy. To mu zabere nějaký *searching time* T_S . Jakmile najde zdroj potravy, přesune se k její konzumaci, což mu zabere nějaký *handling time* T_H a z květu získá určité množství *energie* E . Poté opět věnuje nějaký *searching time* k nalezení dalšího zdroje a tak dále. Toto

chování bude opylovač opakovat, dokud se mu to vyplatí – tedy dokud zisk energie za čas bude větší, než ztráta energie při hledání a konzumaci. Opylovač se tedy snaží maximalizovat zlomek uvedený výše. Tento model se používá i v obecnějším měřítku, kde *searching time* představuje lov kořisti a *handling time* její zpracování. V případě opylovače je to kromě požívání nektaru a pylu i různě složitě protahování se dovnitř do květu, šmátrání sosákem v květenství a hledání nektárií a tyčinek. Opylovači tedy záleží nejen na množství přijaté potravy, ale i na tom, jak dlouho mu zabere potravu najít a jak velkou práci bude mít s jejím zpracováním. Teoreticky tedy pro některé druhy opylovačů mohou být určité květy neatraktivní, protože jejich *handling time* by byl příliš vysoký (Corbet, 1990).

1.2 Rozdělení faktorů

Pokud budeme na opylování nahlížet jako na interakci hmyzu s rostlinou, které bychom chtěli nějakým způsobem predikovat, je nutné vědět, jaké vlastnosti systému budou tuto interakci ovlivňovat. Vlastnost, které mohou být na jednom místě v jednom ekosystému pro opylovače výhodné, se v kontextu jiných podmínek a jiných hráčů mohou stát nevýhodnými a naopak.

Faktory ovlivňující pohyb hmyzu mezi kvetoucími rostlinami lze rozdělit na faktory vnitřní, odrážející anatomii, morfologii, fyziologii a evoluční historii opylovačů, a na faktory vnější, tedy nezávislé na opylovači samotném. Vnější faktory můžeme brát jako limitace prostředí – hmyz je žádným způsobem ovlivnit nemůže, ale může jich nějakým způsobem využít a/nebo se jim alespoň lokálně přizpůsobit. Na vnitřní faktory se dá pohlížet jako na limitace jedince. Hmyz nevidí, ani necítí na neomezenou vzdálenost. Stejně tak jeho morfologické vlastnosti jsou svým způsobem omezené a do jisté míry závisí na druhové příslušnosti a příslušné evoluční historii.

Vnitřní faktory můžeme shrnout jako soubor anatomie, morfologie, fyziologie a ekologie zvířete. Důležitým faktorem bude samotná stavba křídla a letových svalů. To určí, jak daleko je vůbec zvíře schopné se dostat, jak rychlé budou přesuny mezi rostlinami, ale i jakým způsobem bude zvíře schopné se vypořádat s některými abiotickými vlivy, např. s větrem či osvitem.

Mezi vnější faktory můžeme zahrnout například teplotu okolí, osvit, vítr a relativní

vlhkost vzduchu. Rovněž mezi ně ale patří i vlastnosti opylovaných rostlin, tedy jejich velikost, rozkvetlost, barva a vůně květů, různé morfologické struktury v květech, a odměna, kterou opylovačům poskytují.

Tato práce si klade za cíl zorientovat se v problematice pohybu hmyzích opylovačů mezi kvetoucími rostlinami a zhodnotit rozdíly mezi opylovači ze skupiny pestřenkovití (Diptera: Syrphidae) a skupiny včely (Hymenoptera: Anthophila).

2. Charakteristika skupin

2.1 Včely

Včely (Antophila) jsou skupinou hmyzu řádu blanokřídlých (Hymenoptera) obsahující více než 17 000 druhů (Michener, 2000). V rámci řádu blanokřídlých patří do podřádu štíhlopasí (Apocrita), do skupiny žahadlových blanokřídlých (Aculeata). Vnitřní členění žahadlových blanokřídlých bylo dlouhou dobu na skupiny Apoidea, Vespoidea a Chrysidoidea. Dle posledních názorů je skupina Chrysidoidea v rámci žahadlových blanokřídlých na bázi, skupina Vespoidea je parafyletická a v rámci ní vznikla skupina Apoidea (Peters *a kol.*, 2017). Spolu se skupinami kutílkovitých (Sphecidae), žirafíkovitých (Ampulicidae) a kutílkovitých (Crabronidae) patří do nadčeledi Apoidea. Dle posledních názorů je ale skupina kutílkovitých parafyletická a včely patří přímo dovnitř skupiny kutílkovitých (Peters *a kol.*, 2017).

Vznik skupiny Antophila je datován do křídy (Peters *a kol.*, 2017) a její největší rozvoj se pravděpodobně odehrával v době, kdy se nejvíce diversifikovaly vyšší dvouděložné rostliny (Cardinal a Danforth, 2013; Peters *a kol.*, 2017). Ty se ve fosilním záznamu dají snadno rozpoznat podle trikolpátních pylových zrn (Doyle, 2012).

Naprostou zásadní charakteristikou včel je péče o potomstvo. Míra péče o potomstvo v rámci včel se může značně lišit. Nejmenší množství času do péče o potomstvo investují tzv. kukaččí včely. Tento název nepojmenovává žádnou přirozenou skupinu, ale jen strategii péče, která se vyskytuje u více skupin nezávisle na sobě (Bogusch *a kol.*, 2006; Danforth *a kol.*, 2006; Peters *a kol.*, 2017). Včely s touto strategií jsou hnízdními parazity a o své potomstvo se po naklazení nestarají, pouze vyberou vhodného hostitele (Litman, 2019), do jehož hnízda nakladou vajíčko, a více se o své potomstvo nestarají. Dále se u včel nacházejí jiné stupně péče o potomstvo – rodičovská péče a různé stupně sociality, z nichž nejrozvinutější je eusocialita, jejíž vícenásobný vznik je charakteristický pro celou skupinu blanokřídlých. Typickou charakteristikou eusociality je kastovní systém – nemnoží se všichni jedinci, pouze jeden nebo malá skupina jedinců. Jedinci v eusociálním prostředí si dělí role a společně se starají o potomstvo, a to i napříč generacemi.

Včely cíleně sbírají pyl pro nakrmení svého potomstva (Richards, 1994; Cane, 2016). Tím se liší od jiných příbuzných blanokřídlých, kteří svá mláďata živí živočišnou potravou. Ke sběru pylu si vyvinuly různé složité struktury, na které pyl sbírají. Včely ze skupiny čalounicovitých (Megachilidae) jsou břichosběrné – sbírají pyl na scopy na spodní straně zadečku tvořené jemnými chloupky (Neff a Simpson, 1990; Cane *a kol.*, 1996). Velice zajímavé jsou košíčkaté včely (Apinae), mezi které patří mimo jiné jedni z nejstudovanějších zástupců blanokřídlých opylovačů, včela medonosná (*Apis mellifera*) a čmeláci (*Bombus spp.*), ale také velké skupiny tropických včel Meliponini a Euglossini. Delší pevné chlupy obklopují kolem dokola holý někdy i prohnutý povrch tibie třetího páru nohou a vytvářejí tak útvar zvaný košíček, který slouží k přenášení navlhčeného pylu, ale i vosků, pryskyřice a bahna (Michener, 1998). Útvary analogické košíčkům mohou mít i včely ze skupiny Eucerini. Jejich sběrací aparáty obsahují ale delší chlupy, do kterých si včely pyl nalepí (Michener, 1998).

2.2 Pestřenky

Pestřenkovití (Syrphidae) jsou čeledí řádu dvoukřídlí (Diptera). Fylogenetické vztahy v rámci dvoukřídlých stále nejsou spolehlivě vyřešeny. V rámci dvoukřídlých patří pestřenky do podřádu krátkorozí (Brachycera), tedy dvoukřídlých se zredukovaným počtem tykadlových článků a dlouhou tenkou aristou na tykadle. V rámci skupiny krátkorozí patří do skupiny jménem Muscomorpha a v ní do skupiny kruhošví (Cyclorrhapha), jejichž význačným znakem je způsob otvírání kukly kruhovým švem (Wiegmann *a kol.*, 2003). Za jejich sesterskou skupinu byli dlouhou dobu považováni hlavatěnkovití (Pipunculidae), se kterými byli řazeni do skupiny Syrphoidea, a tato skupina spolu se skupinou Platypezoidea tvořila skupinu nižších kruhošvých dvoukřídlých, dříve označovaných jako Aschiza. Aschiza byla považována za sesterskou skupinu velice obsáhlé skupiny Schizophora, která zahrnuje většinu dnešní popsané diversity dvoukřídlých, například očnatek, octomilek, ale také tzv. kalyptrátních dvoukřídlých – much, masařek, kuklic a dalších. V dnešní době se ale zjistilo, že skupina Platypezidae netvoří monofyletickou skupinu se skupinou Syrphoidea, ale je příbuzná uskupení Syrphoidea + Schizophora (Wiegmann a Collins, 2002; Wiegmann *a kol.*, 2003, 2011). A ani skupina Syrphoidea není monofyletická, protože hlavatěnkovití jsou

příbuznější zbytku Schizophora, nežli pestřenkám (Wiegmann *a kol.*, 2011; Pauli *a kol.*, 2018). Skupina Aschiza tedy není skupinou monofyletickou, ale umělou parafyletickou.

V dnešní době čítá skupina pestřenek zhruba 6 000 popsaných druhů a dělí se do čtyř podčeledí – Microdontinae, Eristalinae, Syrphinae a Pipizinae (Sommaggio, 1999; Ståhls *a kol.*, 2003). I názory na vnitřní vztahy této skupiny nejsou stále dobře rozřešené. Nejbazálnější podčeledí je skupina Microdontinae (Young *a kol.*, 2016; Pauli *a kol.*, 2018), k čemuž se názory klonily již před delší dobou (Thompson, 1969). Podčeleď Eristalinae pravděpodobně není monofyletická, ačkoliv názory na to nejsou ustálené (Ståhls *a kol.*, 2003). V rámci čeledi Eristalinae se pravděpodobně vyvinuly dvě poslední podčeledi, Syrphinae a Pipizinae, které by mohly být sesterské (Young *a kol.*, 2016; Pauli *a kol.*, 2018; Ståhls *a kol.*, 2003).

Pestřenky obývají široké množství ekosystémů a patří mezi významné opylovače střední Evropy (Sommaggio, 1999). Dospělci nebývají nijak specializovaní a živí se pylem a nektarem. Nestaví si hnízda a nestarají se o potomstvo. Jejich larvy mohou mít velice různou potravní strategii. Mohou být dravé, herbivorní, mykofágní i detritofágní (Bargen *a kol.*, 1998; Sommaggio, 1999). Některé larvy včelice trubcové (*Eristalis tenax*) mohou způsobovat onemocnění, pokud je člověk vypije se špatnou vodou (Mumcuoglu *a kol.*, 2005; Aguilera *a kol.*, 1999).

3. Vnější faktory

Tato kapitola je věnována faktorům, které nevycházejí z hmyzu samotného, ale jsou pro něj dané a nějakým způsobem z vnějšku ovlivňují a modifikují chování a rozhodování opylovače.

3.1 Teplota a osvit

Způsob, jakým se hmyz pohybuje mezi kvetoucími rostlinami a jakou dobu tráví na květech, může být do velké míry ovlivněn jejich tělesnou teplotou a teplotními změnami. Teplota okolí značně ovlivní denní aktivitu opylovačů, jejich rychlost pohybu a potenciálně i schopnosti přeletu mezi rostlinami (Stone a Willmer, 1989a; Corbet *a kol.*, 1993; Corbet, 1990; Vicens a Bosch, 2000). Teplota a osvit jsou oddělené faktory, ale velká část působení osvitů na pohyb opylovače je skrz změnu teploty. Je těžké uvažovat teplotu bez osvitů a proto je jim věnována společná kapitola.

Slunce produkuje širokospektrální záření, které jsou organismy schopné vnímat i svými zrakovými orgány a patřičně na něj reagovat. Světlo je tedy naprosto esenciální při orientaci v prostředí, rozpoznání květů, konkurence, potenciálních partnerů i predátorů.

Určitá teplota je důležitá pro fungování chemických reakcí a tedy aktivaci každého organismu. Změna teploty probíhá příjmem nebo výdejem tepla. Teplo může organismus získávat buďto z okolí, nebo si jej může generovat vlastním metabolismem. Do určité míry si vlastní teplo generuje každý živočich, ale ne každý si umí dlouhodobě udržovat stálou tělesnou teplotu nezávisle na okolí. Živočichům kteří si stálou tělesnou teplotu udržet neumí říkáme ektotermní a živočichům, kteří si stálou tělesnou teplotu udržet umí říkáme endotermní. Některým živočichům se teplota těla bude velmi měnit, tomu říkáme poikilotermie, jiným se naopak měnit příliš nebude, tomu říkáme homotermie. I ektotermní živočich může být homotermní, žije-li v relativně stálém prostředí. Většina hmyzu ve střední Evropě je ale ektotermní a poikilotermní, tedy jejich teplota těla je závislá na teplotě okolí a se změnou teploty okolí se i jejich teplota těla mění Heinrich (1995). Některé druhy opylovačů mohou být fakultativně endotermní, tedy schopní částečně regulovat svou tělesnou teplotu nezávisle na okolí

(Heinrich, 1972, 1995). Běžně potkatelnými fakultativně endotermními opylovači jsou čmeláci (Heinrich a Kammer, 1973). Rozhodně ale nejsou jediní, vyšší teplotu těla než je okolí udržuje velká část opylovačů. Například včela medonosná umí udržovat teplotu těla vyšší než je okolí, když se krmí (Kovac a Schmaranzer, 1996). Udržování teploty těla ale nemusí být vždy výhodné, například když se v okolí sníží množství kyslíku, čmeláci přestanou udržovat svou teplotu (Dzialowski *a kol.*, 2014). Změna teploty může ovlivňovat i dostupnost a atraktivnost rostlinných odměn. Například australské včely *Tetragonula carbonaria* preferují spíše teplý nektar, ale jen do té doby, než teplota okolí nevzroste nad určitou teplotu (Norgate *a kol.*, 2010).

3.1.1 Způsoby zahřívání

Ráno je teplota těla opylovačů snižená a jedinci proto musí věnovat nějaký čas zahřátí se. To lze provést jednak sluněním, ale také tvorbou metabolického tepla. Čmeláci nejsou schopni letu, dokud teplota jejich těla nevzroste nad 30 °C. Jednou z možností, jak zvýšit svou tělesnou teplotu, je svalový třes, který umějí například čmeláci (Heinrich, 1972, 1975) a včely, ale i pestřenky (Morgan a Heinrich, 1987). Zahřívání se svalovou prací pozitivně koreluje s velikostí těla a je významné spíše u větších jedinců, kteří se svalovou prací zahřejí rychleji (Morgan a Heinrich, 1987). Nějakou dobu se předpokládalo, že hmyz produkci tepla svalovou prací během letu neumí regulovat (Heinrich, 1980). V dnešní době se ale ukazuje, že včely ze skupiny Euglossini dokáží regulovat mávání křídel tak, aby tím zároveň upravovaly i produkci tepla (Borrell a Medeiros, 2004)

Jinou možností vyhřátí se je využití slunečního záření. Slunění, neboli basking, je velice rozšířené napříč ektotermními organismy (Hocking a Sharplin, 1965; Kevan, 1975; Heinrich, 1995). Jeho účinnost záleží na velikosti jedince a pravděpodobně i jeho zbarvení (Corbet a Huang, 2016). Velká část rostlin má své květy parabolického tvaru, v jehož ohnisku se často nacházejí rozmnožovací orgány rostliny (Kevan, 1975). Hmyz tak může být lákán tedy nejen za vidinou potravy, ale i za možností vyhřát se (Corbet, 1990). Ukazuje se, že pro některé arktické druhy je slunění v květech velice důležité (Danks (2004)). Dá se tedy předpokládat, že v chladných oblastech mohou být opylovači lákáni nejen na odměnu ve formě potravy, ale i na teplo v parabolických květech. Zvířata, která se umějí aktivně zahřát by tedy mohla mít při nízkých výhodách výhodu

oproti těm, která čekají na přísun tepla v podobě záření.

Menší hmyz bude mít i menší objem, ale větší poměr povrchu k objemu, neboť velikost povrchu roste s druhou mocninou, zatímco objem roste s mocninou třetí. Tím pádem bude zářením na jednotku objemu přijímat a vydávat více záření. V důsledku toho bude tedy mnohem rychleji měnit svou teplotu, resp. větší hmyz se bude zahřívat a ochlazovat pomaleji (Stone a Willmer, 1989b; Stone a Purvis, 1992) a tím pádem bude slunění u takovýchto malých jedinců mnohem efektivnější než u těch velkých (Corbet a Huang, 2016). V temperátních podmínkách může být toto pro některé včely dokonce nevýhodné a je známo, že některé malé černé včely (Halictidae, Coletidae) jsou proto nuceny dělat tzv. ochlazovací lety, které zajišťují ochlazování prouděním okolního vzduchu při letu (Corbet a Huang, 2016). I další druhy jsou schopny ochlazovat se prouděním vzduchu (Heinrich a Buchmann, 1986), nebo odparem vody (Heinrich, 1980; Cooper *a kol.*, 1985). Ochlazování odparem vody je sice poměrně efektivní, ale není to způsob, který by si mohli dovolit využívat všichni, hrozí jim totiž přílišná ztráta vody. I přílišná tvorba metabolického tepla může být pro hmyz letální

Mnozí opylovači z řad pestřenek i včel jsou aposematically zbarveni, ale značná část drobnějších zástupců obou skupin je tmavě zbarvená. Tmavší barvy absorbují více záření, než světlejší barvy, a může to být tedy výhoda při vyhřívání. Tmavě zbarvený hmyz bude mít v chladnějších oblastech také pravděpodobně vyšší fitness.

3.1.2 Nízké teploty

Samotné přežívání zvířat je často limitováno spodním bodem teploty, na kterou se ale mohou jedinci v průběhu života do jisté míry aklimatizovat. Postupně aklimatizovaná zvířata nemají problém s aktivací i za relativně nižších teplot, než zvířata stejného druhu, ale neaklimatizovaná (Mellanby, 1939). Aktivace za nízkých okolních teplot spíše prodlužuje dobu strávenou na květu (Herrera, 1995). Dvoukřídli i blanokřídli mají široký rozptyl aktivačních teplot a rozdílly se pohybují spíše mezi jednotlivými skupinami v rámci pestřenkovitých a včel.

3.2 Vítr

Jako letovou mezní vrstvu označil Taylor (1974) vrstvu vzduchu, ve které se hmyz pohybuje vlastní vůlí, zatímco ve vyšší vrstvě už svůj pohyb ovlivnit nemůže. Při pohybu mezi rostlinami se hmyz bude pohybovat v mezní letové vrstvě vzduchu. V této vrstvě bude jeho let silně ovlivněn turbulentním prouděním, které vzniká při obtékání vzduchu okolo objektů. Za obtékanými předměty vzniká takzvaný úplav, ve kterém se mohou vytvářet víry a rychlost a směr větru je zde proměnlivý a obvykle o něco menší, než před předmětem (Williamson, 1996, 1989).

Ravi *a kol.* (2013) studovali vliv nestálého proudění na rychlost pohybu a naklápění čmeláků při pohybu v úplavu. V této studii zaznamenali největší vliv nestálého proudění vzduchu na náklon v pravolevé ose těla, přičemž na ostatní náklony nemělo nestálé proudění tak výrazný vliv. Čmeláci pravděpodobně umí výkyvy v jiných osách lépe stabilizovat a zřejmě i využívají naklápění k otáčení do stran.

Při pokusech s čmeláky Chang *a kol.* (2016) zjistili, že v přítomnosti větru přistávají čmeláci proti větru, nezávisle na orientaci rostliny a bez postupného snížení rychlosti při přistání, na rozdíl od bezvětří. Jako možné vysvětlení uvádějí skutečnost, že v úplavu za rostlinou je mnohem menší rychlost větru a i čmelák, který postupně zpomaluje při přistání, se oproti okolnímu pomalejšímu větru najednou pohybuje rychleji. Což ve výsledku vypadá tak, že není schopen dostatečně zpomalit při přistání. Čmeláci pravděpodobně nejsou schopni příliš dobře ovlivnit rychlost přistání.

3.3 Vlastnosti rostlin

Atraktivitu rostlin může ovlivňovat barva a tvar květu, shlukovitost a výška rostlin a také odměny, které opylovač získá. Vlastnosti rostlin mohou být velmi rozličné a záleží, na kterou konkrétní vlastnost budeme právě nahlížet v kontextu kterého konkrétního druhu opylovače. To, co může být pro jeden druh atraktivní, nemusí pro jiný znamenat vůbec nic či může být dokonce odpudivé. Příkladem toho budiž raflésie, které přitahují bzučivky rodu *Lucilia* a *Chrysomya* (Beaman *a kol.*, 1988) ačkoliv nám jejich vůně rozhodně nevoní.

Rostlina se snaží maximalizovat svůj úspěch při přenosu pylu, naopak snahou

opylovače je získat maximum potravy. Velice záleží na tom, zda rostlina láká spíše opylovače generalisty, nebo specialisty. Oboje má své výhody i nevýhody. Specializací se na určitý typ rostliny může pro opylovače znamenat vyšší efektivitu při sběru potravy. Vyhyne-li ale rostlina, na kterou je opylovač specializován, může to pro příliš specializovaného opylovače znamenat značný problém. Opylovač generalista bude mít k dispozici více zdrojů, ale některé nemusí umět tak dobře využít. Pro rostlinu je to v lecčems podobné – specializovaní opylovači jsou výhodní, ale přílišná specializace se může změnit v evoluční past (Waser *a kol.*, 1996), když specializovaný opylovač vymře a rostlinu nikdo neopylí. Příliš sofistikovaný opylovač také nemusí být vždy výhra – včely, jež si lepí pyl na košíčky, jej z nich ztrácejí mnohem méně, než včely bez specializovaných sběracích struktur (Thorp, 2000) Opylovač generalista rostlině naopak může odnášet pyl na pryč ze systému na úplně jiné druhy. Tendence k tomu být specialista rozhodně nejsou jediné a pokud je v okolí větší množství stejně dobře dostupných zdrojů, specializace se nemusí vyplatit.

3.3.1 Barva

Zrak je asi nejdůležitějším smyslem při hledání správných květů a blíže bude rozveden v samostatné kapitole. Květy rostlin jsou barevné jak ve viditelném spektru, tak i v UV spektru.

Rozpoznávání květů oproti pozadí je základní věc nutná pro vyhledávání květů. U včel a čmeláků se rozpoznávání květů oproti pozadí děje dvěma mechanismy. Jednak je to podle celkového barevného kontrastu, ale také podle zeleného kontrastu (Giurfa *a kol.*, 1996). Barevný kontrast si lze představit jako rozdílnost barvy květu od barvy pozadí, detekované všemi fotoreceptory. Zelený kontrast je naproti tomu jen kontrast detekovaný zeleným receptorem. Podle barvy umí včely rozpoznat květy o úhlové velikosti větší, než 15° . Podle zeleného kontrastu je to ale dokonce úhlová velikost větší než 5° . Úhlová velikost květu tedy určuje, jakým mechanismem je vyhledáván. U větších květů je to barevným kontrastem, zatímco u menších květů je to zeleným kontrastem (Giurfa *a kol.*, 1996; Spaethe *a kol.*, 2001).

Hmyz se umí naučit preferovat různé barvy v průběhu svého života, ale některé preference mají druhy vrozené (Gumbert, 2000; Lunau, 1990). Naivní pestřenky

preferují žlutou barvu (Sutherland *a kol.*, 1999; Lunau a Wacht, 1993), zatímco včely preferují spíše UV-modrou a zelenou barvu (Giurfa *a kol.*, 1995).

Na některých květech se vyskytují UV značky, fungující jako navaděče ke květním orgánům. U některých rostlin jsou značky viditelné pouze během toho, co rostlina aktivně kvete, a poté usychají. Tyto signály mohou fungovat jako naváděcí značky přímo k orgánům, nebo vypadat jako zvíře, které už tam sedí, a proto je květ dobré navštívit.

Jeden z důležitých faktorů atraktivity květů pro hmyz je barevnost tyčinek. Pro čmeláky to může být velmi důležité při rozpoznávání fáze rozkvetlosti květů (Lunau, 2010).

3.3.2 Tvar

Specifickou změnou tvaru může rostlina zabránit návštěvě nevíтанých opylovačů a odměňovat tak jen ty, kteří jsou pro ni opravdu výhodní. Již Darwin (1859) si povšiml, že čmeláci umí tento problém obejít a vykousat si mandibulami díru do květu na místě a oloupit rostlinu o nektar, aniž by ji opylili. Toto chování je velmi rozšířené a dělá ho celá řada včel (Darwin, 1859; Inouye, 1980; Barrows, 1980; Dedej a Delaplane, 2005) za účelem většího zisku potravy. V místě, kde se vyskytují drvodělky (*Xylocopa sp.*), které přirozeně vykousávají do květů díry, umí včely medonosné přepnout své chování: I když to nikdy předtím nedělaly, za 4 - 6 dní umí změnit své chování a začít vykousávat díry do květů (Dedej a Delaplane, 2004). I když je v nevykousaných květech obvykle více nektaru, je podle Dedej a Delaplane (2005) energetický přínos natolik vysoký, aby se opylovačům vyplatilo květy vykousávat.

3.3.3 Velikost, shlukovitost a výška rostlinné populace

S velikostí rostliny, potažmo květu, bude souviset i to, jak blízko od sebe se budou nacházet květy rostliny a jak velké tyto shluky budou. Různě velké shluky rostlin budou přitahovat jiné druhy opylovačů (Sowig, 1989). Některé práce naznačují, že tyčinky by mohly být důležitým indikátorem atraktivity květů. Jsou ale i práce, u kterých nebyl žádný rozdíl v atraktivitě zjištěn Barragán-Fonseca *a kol.* (2019).

Atraktivita rostliny pro opylovače bude ovlivněná i výškou rostliny. Včely obvykle

preferují stejnou výšku rostliny a proto víceméně nepřelétávají mezi rostlinami různé výšky (Faulkner, 1976)

3.3.4 Odměny

Odměny slouží k udržení si opylovače. Odměněný opylovač bude mít větší tendenci pokračovat v návštěvě stejných květů, zatímco nespokojený opylovač se radši přesune někam jinam. Odměnou pro opylovače v našich temperátních podmínkách bývá nejčastěji pyl a nektar. Preference pro pyl či nektar se liší mezi skupinami a také mezi pohlavími. Včely cíleně sbírají pyl pro nakrmení svého potomstva (Richards, 1994; Cane, 2016).

Pestřenky sbírají pyl jen pro sebe, neboť nemají rodičovskou péči. Nemají na sběr pylu žádné specializované orgány. Samičky a samečci pestřenek i včel se při sběru odměn budou zásadně lišit, samičky budou vždy více sbírat pyl, protože ho potřebují pro vývoj vajíček (Haslett, 1989). Včely s rodičovskou péčí k zásobování larev potřebují potravu bohatou na proteiny (Moerman *a kol.*, 2015).

Exotičtějšími odměnami jsou vůně nebo oleje. Mediátorem vůně mohou být tyčinky, které se u některých rostlin rozrůznily na dva typy (Solís-Montero *a kol.*, 2018). Některé práce naznačují, že tyčinky by mohly být důležitým indikátorem atraktivity květů. Jsou ale i práce, u kterých nebyl zjištěn žádný rozdíl v atraktivitě Barragán-Fonseca *a kol.* (2019).

Rostliny mohou opylovače také jen šálit a vůbec neodměňovat a lákat je na signály, které vůbec nejsou pravdivé. Například tořiče lákají na potenciálního sexuálního partnera (Schiestl *a kol.*, 1999). Ani opylovači se při získávání odměny nechovají vždy čestně. U blanokřídlého hmyzu je velmi rozšířené kradení nektaru, kdy jedinec mandibulami vykousá díru do květu a vypije nektar, aniž by navštívil květ. Pro rostlinu je to nepříjemné, neboť se opylovač ani nedostane k tyčinkám a pestíku a tím pádem rostlinu neopylí (Stout *a kol.*, 2000).

4. Smysly

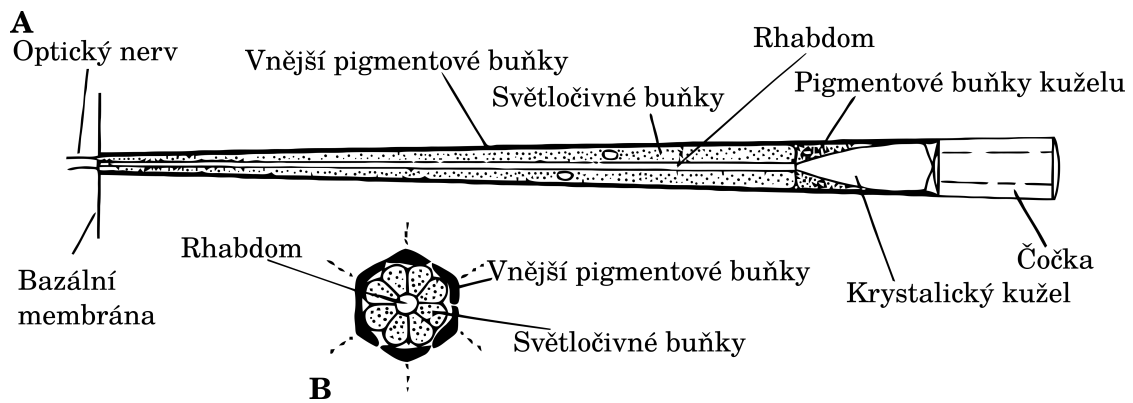
4.1 Zrak

Zrak je jedním z dominantních smyslů hmyzu. Umožňuje vnímání vlastností různých objektů i na značně velkou vzdálenost. Od stavby očí nás obratlovců se zrakový orgán hmyzu v mnoha věcech odlišuje. Složené oči hmyzu se skládají z malých jednotek, ommatidií, kterých je v jednom složeném oku obvykle několik tisíc (Sukontason *a kol.*, 2008). Tyto počty se mohou velmi lišit. Počet ommatidií koreluje s velikostí očí, která záleží zejména na velikosti těla, pohlaví a způsobu života. Liší se jak mezidruhově (Jander a Jander, 2002), tak i vnitrodruhově (Spaethe a Chittka, 2003). Samečci mívají oči zpravidla větší než samičky, pravděpodobně z častější potřeby hledání samic.

U většiny pestřenek mají samečci oči na vrchu hlavy spojené, zatímco samičky ne. Rychle se pohybující aktivní predátoři potřebují zpravidla větší rozlišení a mají tedy i větší oči a větší množství ommatidií. Jedny z největších počtů ommatidií, až 28 000, mají vážky (Tillyard, 1917).

4.1.1 Stavba ommatidia hmyzu

Každé ommatidium je hexagonálního tvaru s průměrem přibližně 25 μm a skládá se funkčně ze dvou částí, světloběrné a světločivné. První část se stará o přijetí světla z okolí. K tomu slouží chitinová čočka, která je vytvářena rohokotvornými buňkami a překrývá oko svrchu, a krystalický kužel, který dále usměrňuje světlo procházející ommatidiem. Světločivná část se skládá ze světločivných buněk, kterých je obvykle osm, u jiných skupin ale sedm nebo devět (včely) (Nilsson a Kelber, 2007; Chapman, 2013). Ze světločivných buněk vystupují prstovité výběžky, vytvářející strukturu zvanou rhabdomera. V membránách těchto výběžků se nacházejí světločivné pigmenty citlivé na různé vlnové délky světla. U většiny hmyzu rhabdomery fúzují dohromady a vytváří strukturu zvanou rhabdom. U odvozenějších dvoukřídlých a ploštic ale rhabdomery nefúzují a výsledná struktura se nazývá otevřený rhabdom (Bishop, 1974).



Obrázek 4.1: Stavba ommatidia včely medonosné (*Apis mellifera*, L.). (A) Podélný průřez ommatidiem, (B) Příčný řez v oblasti rhabdomu a světločivných buněk. Upraveno podle Carreck *a kol.* (2013).

Uspořádání rhabdomů vzhledem k nervům může být apoziční, nebo superpoziční. Apoziční ommatidia mají každá svůj vlastní rhabdom a jsou zevnitř vystlaná neprůsvitnou vrstvou tvořenou pigmentovými buňkami, zatímco superpoziční ommatidia do jednoho rhabdomu směřují světlo z většího množství ommatidií. Speciální typ očí jsou tzv. neurální superpoziční oči, ty mají oddělené rhabdomy (Ready *a kol.*, 1976), ale nervy vedoucí z jednotlivých ommatidií se slučují. Apoziční oči poskytují lepší rozlišení, ale potřebují více světla a jsou tedy běžnější u denního hmyzu, zatímco superpozičníma očima lze zachytit větší množství světla, ale za cenu horšího rozlišení – nachází se tedy hlavně u hmyzu, který je aktivní v horších světelných podmínkách. Příkladem hmyzu s superpozičníma očima jsou noční motýli, ale i někteří dvoukřídlí (Land *a kol.*, 1999). Neurální superpoziční oči se nacházejí hlavně u odvozených dvoukřídlých (Ready *a kol.*, 1976), některých ploštic a škvorů. Je možné, že se neurálně superpoziční oči vyvinuly ze superpozičních očí u zvířat, která měla předky aktivující v noci a měla

4.1.2 Rozlišení

Vzhledem k tomu, že je čočka nepohyblivá a nedeformovatelná, má každé ommatidium pevně danou ohniskovou vzdálenost a je také pevně dán úhel mezi sousedními ommatidii. Ty jsou tak schopné zaznamenat jen malý výřez zaostřený na specifickou vzdálenost od čočky. Čím je menší úhel mezi ommatidii, tím je rozlišení lepší. Čím je

větší úhel, ze kterého přichází světlo, resp. čím je větší úhlová velikost pozorovaného objektu, tím je rozlišení také lepší (Land, 1997; Jander a Jander, 2002; Straw *a kol.*, 2006). Kvůli těmto vlastnostem má hmyz rozlišení obrazu menší než většina obratlovců. Opylovači tedy nejsou schopní rozlišit od určité vzdálenosti jednotlivé květy a květenství od sebe a vnímají je jen jako barevnou oblast (Macuda *a kol.*, 2001).

Rozlišovací schopnost a sensitivita jdou tedy do jisté míry proti sobě. Opylovačům aktivujícím během dne s apozičním očima jde ale spíše o rozlišovací schopnost, než o sensitivitu, protože světla je typicky dostatečné množství (Somanathan *a kol.*, 2009). Toto omezení se týká spíše večer a v noci aktivujících druhů. Situace je ještě o něco komplikovanější tím, že ommatidia nejsou v rámci oka úplně totožná a tím pádem ani rozmístěna rovnoměrně. Existují místa, kde jsou menší ommatidia, kterých je na jednotku plochy více. O těchto místech se předpokládá, že jsou to místa ostřejšího vidění. Jiná místa jsou s ommatidii, jež mají větší průměr. Na jednotku plochy se jich tedy vejde méně, ale vniká do nich více světla.

4.1.3 Barevné vidění

V každém ommatidiu se nachází osm až devět světločivných buněk, rhabdomer, z nichž každá exprimuje jeden typ fotoreceptoru citlivý na určitou vlnovou délku světla. U většiny hmyzu se nacházejí buňky s třemi typy fotoreceptorů, někteří zástupci, např. motýli, mohou mít ale až sedm různých typů fotoreceptorů (Kinoshita *a kol.*, 1997). U hmyzu je obvyklé, že mají oblast vidění oproti nám posunutou, a jejich tři základní receptory jsou tedy pro UV, modrou a zelenou. Počty buněk v ommatidiu exprimující daný receptor u včel se ale mění a stejně tak, jako se v oku nacházejí regiony s různě velkými ommatidii, nacházejí se v něm i regiony s ommatidii v nichž je více buněk s UV receptorem, či modrým receptorem (Wakakuwa *a kol.*, 2005).

Způsob, jakým hmyz interpretuje barvy je ale mnohem obtížnější zjistit. K reprezentaci spektrální senzitivity tří receptorů se využívá šestiuhelníku barev (Chittka, 1992), na kterém se zobrazují rozdíly v excitaci receptorů a je to lepší způsob než reprezentace pomocí trichromatického diagramu, protože tato reprezentace neomezuje barvy na okraji spektra. Nezáleží jen na počtu očí, ale i na tom, jak jsou schopné světlo absorbovat a zpracovávat. Do rhabdomu apozičního oka se kvůli velmi

malému průměru ommatidia dostává mnohem menší množství světla. Jak bylo zmíněno výše, ommatidia mají malý průměr a tím pádem je i limitováno množství světla, které do nich vniká. Z tohoto důvodu je pro hmyz problém pozorování velmi malých, vzdálených bodových objektů, ale pro blízké objekty je množství vnikajícího světla kompenzováno okolím a srovnatelné s očima obratlovců (Kirschfeld, 1974).

4.1.4 Polarizované světlo

Světlo procházející atmosférou ze Slunce se stává lineárně polarizovaným. Lineární polarizace světla je jev, kdy je vlna světla průchodem přes překážku usměrněna tak, že elektromagnetická složka světla kmitá jen v jednom směru, nikoliv náhodně. Vektor polarizace takového světla je vždy kolmý na směr jeho šíření. Detekcí polarizovaného světla lze tedy zjistit polohu Slunce i když není přímo vidět. Tuto schopnost využívají včely k navigaci (Menzel, 1974; Rossel *a kol.*, 1978; Rossel a Wehner, 1984). V dorsální části očí včel se nachází specifická oblast, která umožňuje detekci polarizovaného světla. Jiným způsobem polarizované světlo vzniká i při odrazu od různých povrchů, vodních hladin. Toho umí využívat mnoho zástupců hmyzu.

4.2 Čich a chuť

Chemosenzorické vnímání světa je další možností pro opylovače. Čichem je v tomto případě míněno vnímání látek rozpuštěných ve vzduchu, zatímco chutí je míněno vnímání chemických látek při dotyku. Většina čichových receptorů je centralizovaná na tykadlech, na nohách, pohlavních orgánech, ale lze je nalézt i na dalších místech po těle. Chuťové receptory se nachází u ústního otvoru, na makadlech, u dvoukřídlých i na tarsálních člancích, ale i jinde na povrchu těla. Stejně jako zrakový orgán i množství a umístění chemoreceptorů se může lišit mezi pohlavími. U sociálních blanokřídlých bývají velké rozdíly i mezi kastami. Větší množství chemoreceptorů a s ní i častá hypertrofie tykadel je, podobně jako u očí, častější u sameček než u samiček.

Smyslové orgány na povrchu těla se obecně nazývají senzily a je jich několik typů.

Na rozdíl od zraku, je hmyz schopný čichem detekovat látky z relativně kratší vzdálenosti od květu. Hmyzí čich umí rozpoznat látky ve velmi malé koncentraci

(Angioy *a kol.*, 2003; Barragán-Fonseca *a kol.*, 2019). To, že se hmyz nějakým způsobem orientuje pomocí čichu je relativně časté (Zhang, 2018) a pokud přemýšlíme o pohybech na malých škálách, je nutné s čichem počítat. Čichem může hmyz detekovat chemické látky různé povahy, často se jedná o jednoduché organické molekuly – organické kyseliny, aldehydy, ketony, estery. Ač je většina druhů hmyzích opylovačů denních a tedy primárně vizuálních, čich jim pravděpodobně poskytuje trochu jiné, bližší informace o květu. Podle vůně mohou včely také poznat další charakteristiky květu, například to, jak moc je květ plný nektaru (Howell a Alarcón, 2007). Kromě toho umí včely poznat i to, jestli květ navštívil i někdo před nimi. Kromě čichu mohou být ale kvality květu zkoumány vnímáním elektrického pole, které bylo poměrně nedávno zjištěno, a pravděpodobně může vysvětlit velkou část dříve pozorovaného chování připisované čichu.

Nicméně vůně květů je pro mnohé druhy velmi důležitá, podobně jako barva. Látky často fungují dohromady a i když má i jedna samotná látka účinek atraktantu, v kombinaci fungují často mnohem silněji (Zhang, 2018). Mohou být klíčové pro rozpoznání správného druhu rostliny od ostatních, ale většinou nefungují úplně samy bez zrakového vjemu. Absence květních vůní může dokonce způsobit, že druh nebude vůbec navštěvován (Milet-Pinheiro *a kol.*, 2015), Preference druhů pro některé specializované včelí opylovače jsou asi trochu vrozené, ale také se mohou během života měnit. Opylovači jsou schopní se učit poznávat a létat na květy i s nasyntetizovanými látkami, které běžně nerozpoznávají (Knauer a Schiestl, 2015).

Některé chemické atraktanty jsou zároveň u jiných druhů hmyzu feromony. Je tedy možné, že citlivost na tyto látky byla už od začátku využívána rostlinami k atrakci opylovačů.

Velká část hmyzu je schopná detekovat a reagovat na CO₂. Zejména sociální hmyz to umí velmi dobře, v hnízdě totiž může být velmi vysoká koncentrace CO₂. Obecně vydrží vyšší koncentraci, ale když vyleze nad určitou hodnotu, tak podle toho umí uzpůsobit schování. Dělnice včely medonosné dělají větrání – stojí na výletu z hnízda a mávají křídly, aby se do hnízda dostaly čerstvý vzduch (Seeley, 1974). Mnoho hematofágních dipter podle koncentrace CO₂ hledá své hostitele (Fallis a Raybould, 1975; Voskamp *a kol.*, 1999). A noční motýl *Manduca sexta* dokonce pomocí CO₂ vybírá čerstvé květy, na nichž se živí (Thom *a kol.*, 2004).

Citlivé receptory včely medonosné mohou být vycvičeny na různé čichové vjemy, včetně nelegálních narkotik (Schott *a kol.*, 2015). Autoři této studie dokonce navrhnou, že by se tento systém mohl v budoucnu využívat na letištích při detekci drog, protože detekce včelami je poměrně spolehlivá a zároveň jejich výcvik je levnější a rychlejší, než výcvik psů.

4.3 Detekce elektrického pole

Ačkoliv o vzniku náboje na létajícím hmyzu se ví již téměř sto let (Heuschmann, 1929), schopnost detekce elektrického pole byla objevena teprve nedávno a věnuje se jí jen omezené množství prací (Clarke *a kol.*, 2013; Greggers *a kol.*, 2013; Sutton *a kol.*, 2016; Clarke *a kol.*, 2017). Na čmelácích a včelách se za letu generuje kladný náboj, květy jsou ale nabity lehce záporně (Clarke *a kol.*, 2013; Colin *a kol.*, 1991). Při přistání na květ náboj přejde z květu na jedince a květ se vybije. Mechanosenzorické trichomy a mechanoreceptory na tykadlech čmeláků jsou vychýlitelné elektrickým polem a čmeláci tedy umí detekovat elektrické pole (Sutton *a kol.*, 2016). Zjistilo se, že za přítomnosti elektrického pole se čmeláci mnohem rychleji naučili rozpoznávat květy s odměnou – mohou tedy nějakým způsobem detekovat náboj na květu a potenciálně poznat, jestli na květu před nimi v nedávné době (v řádu minut) někdo byl, či nikoliv (Clarke *a kol.*, 2013). Zatím žádné práce se nevěnovaly tomu, zda podobné senzorní schopnosti mají i jiní opylovači.

5. Stavba křídla a letové vlastnosti

Křídlo hmyzu je tvořeno blanitou membránou, která vyplňuje prostor mezi žilkami. Žilkami prochází jak vzdušnice, tak i nervové buňky a další tkáň. Tvar křídla může být do jisté míry konzervovaný a jeho změny v evoluci mohou být spjaty s různými faktory, jako například tendencí k migraci (Johansson *a kol.*, 2009), potravní strategií, pohlavním výběrem (Menezes *a kol.*, 2013) či mimezí (Jones *a kol.*, 2013). Pestřenky včelice trubcové (*Eristalis tenax*) mohou napodobovat svým stylem letu včelu medonosnou (*Apis mellifera*) (Golding *a kol.*, 2001). Způsob letu je do značné míry ovlivněn tvarem a velikostí křídel a není tedy s podivem, že různá křídelní morfologie se může hodit při pohybu v různých podmínkách (Savile, 1957; Findley *a kol.*, 1972). Proudění vzduchu může být buď laminární, nebo turbulentní. To závisí na setrvačných silách vzduchu a viskózních silách. Pokud budou převažovat viskózní síly, bude proudění vzduchu spíše turbulentní. Veličina, kterou se toto vyjadřuje se nazývá Reynoldsovo číslo a jeho nízké hodnoty vyjadřují tendenci spíše turbulentního proudění. Máváním křídla okolo něj vznikají víry. Víry jsou důležité pro vznik dostatečného vztlaku a vztlak je nezbytný pro udržení se ve vzduchu. Důležitý je náběžný vír, který se tvoří na náběžné straně křídla.

Během mávání se křídla hmyzu deformují. Dříve byl uvažován model rigidního hmyzího křídla, které se nedeformovalo a předpokládalo se, že se pohybuje jako deska, dnes se přichází na to, že vznášejícímu hmyzu se křídla deformují. Dlouho panovaly obavy o to, jaký to má vliv na vztláčné síly působící na křídlo a předpokládalo se, že deformace křídla jsou spíše nežádoucí a zhoršují let. Dnešní modely ale ukazují, že efektivita letu s pružnými křídly je stejná, nebo i vyšší, než když předpokládáme křídlo, které se nedeformuje (Kamakoti a Shyy, 2004; Zhao *a kol.*, 2010).

Pohyb křídel je zajišťován letovými svaly. Ty mohou být přímé a nepřímé. Přímé letové svaly se upínají na bázi křídla a jejich stažením je přímo ovlivněn pohyb křídla. Nepřímé letové svaly jsou připevněné na hrud a svými stahy ji rozvibrují a vibrace jsou přes sklerity přeneseny na křídlo. Nepřímé svaly mohou být synchronní a nebo asynchronní – u synchronních svalů je jeden stah jeden vzruch. U asynchronních svalů je stahování zařízeno i díky mechanickému stahování, jež v důsledku ovlivňuje cirkulaci Ca^{+2} iontů mezi svalovými buňkami. Důsledek je takový, že asynchronní svaly se umí

stahovat i s velice vysokou frekvencí. Nejvyšší frekvence mávání křídly mají drobní zástupci dvoukřídlých (Sotavalta, 1953), kteří mají právě asynchronní svaly.

6. Závěr

Pestřenky a včely mají v mnoha směrech podobné chování, mohou využívat podobné zdroje a mají k tomu podobné smyslové a morfologické dispozice. Značně se liší svým sociálním uspořádáním a svou motivací proč navštěvovat květy rostlin. Není známo, že by pestřenky měly rozvinutou péči o mláďata, zatímco u včel je to poměrně časté a rozvinuté. Stavba ommatidia je podobná, ale liší se v uspořádání rhabdomer a v tom, jakým způsobem zpracovávají zrak. Citlivost světločivných pigmentů je vůči sobě trochu posunutá, ale obě skupiny disponují třemi světelnými pigmenty. Vrozená citlivost na barvy se liší.

Překvapivě velké množství literatury věnované pestřenkám je zaměřeno na vizuální orientaci, preferenci barev a samotnou polinační biologii. Daleko větší množství prací se ale věnuje včelám a to zejména včele medonosné (*Apis mellifera*) a čmelákům (*Bombus spp.*). Daleko menší spektrum literatury se věnuje olfaktorizaci dospělců pestřenek i včel a ještě menší spektrum ji mapuje v přirozených podmínkách. Reakce na odměny je spíše druhově specifická, mezi pestřenkami se nachází více generalistů, zatímco mezi včelami existuje větší procento specialistů.

Dlouhou dobu nebylo možné sledovat individuální pohyb jedince jinak, než vlastním přímým pozorováním, které je ale značně omezené pozorovacími schopnostmi pozorovatele. Se současným rozvojem digitálních kamer a počítačové techniky přichází i větší možnosti individuálního značení a sledování jedinců a možnosti zaznamenávání poměrně přesné trasy letu i ve větších prostorech. Tímto přístupem lze jednak snížit vliv pozorovatele, ale i zvětšit množství pozorování a zpřesnit údaje o trajektoriích hmyzu mezi rostlinami.

V diplomové práci bych se ráda věnovala sledování prostorové aktivity naivních pestřenek a jejich reakci na změny v prostorovém uspořádání arteficiálních květů.

Literatura

- Aguilera, A., Cid, A., Regueiro, B.J., Prieto, J.M. a Noya, M. (1999). Intestinal myiasis caused by *Eristalis tenax*. *American Society for Microbiology Journals*, 37, 3082.
- Angioy, A.M., Desogus, A., Barbarossa, I.T., Anderson, P. a Hansson, B.S. (2003). Extreme sensitivity in an olfactory system. *Chemical Senses*, 28, 279–284.
- Bargen, H., Saudhof, K. a Poehling, H.M. (1998). Prey finding by larvae and adult females of *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 87, 245–254.
- Barragán-Fonseca, K.Y., Loon, J.J., Dicke, M. a Lucas-Barbosa, D. (2019). Use of visual and olfactory cues of flowers of two brassicaceous species by insect pollinators. *Ecological Entomology*, p. een.12775.
- Barrows, E.M. (1980). Robbing of Exotic Plants by Introduced Carpenter and Honey Bees in Hawaii, with Comparative Notes. *Biotropica*, 12, 23.
- Beaman, R.S., Decker, P.J. a Beaman, J.H. (1988). Pollination of Rafflesia (Rafflesiaceae). *American Journal of Botany*, 75, 1148–1162.
- Bishop, L.G. (1974). An Ultraviolet Photoreceptor in a Dipteran Compound Eye. *Journal of Comparative Physiology*, 91, 267–275.
- Bogusch, P., Kratochvíl, L. a Straka, J. (2006). Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: *Sphecodes*) are species-specialist at the individual level. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 422–429.
- Borrell, B.J. a Medeiros, M.J. (2004). Thermal stability and muscle efficiency in hovering orchid bees (Apidae: Euglossini). *Journal of Experimental Biology*, 207, 2925–2933.
- Cai, C., Escalona, H.E., Li, L., Yin, Z., Huang, D. a Engel, M.S. (2018). Beetle pollination of cycads in the Mesozoic. *Current Biology*, 28, 2806–2812.e1.
- Cane, J.H. (2016). Adult pollen diet essential for egg maturation by a solitary *Osmia* bee. *Journal of Insect Physiology*, 95, 105–109.
- Cane, J.H., Schiffhauer, D. a Kervin, L.J. (1996). Pollination, foraging, and nesting ecology of the leaf-cutting bee *Megachile (Delomegachile) addenda* (Hymenoptera: Megachilidae) on cranberry beds. *Annals of the Entomological Society of America*, 89, 361–367.
- Cappellari, S.C., Schaefer, H. a Davis, C.C. (2013). Evolution: Pollen or pollinators -

- Which came first? *Current Biology*, 23, R316–R318.
- Cardinal, S. a Danforth, B.N. (2013). Bees diversified in the age of eudicots. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20122686–20122686.
- Carreck, N.L., Andree, M., Brent, C.S., Cox-Foster, D., Dade, H.A., Ellis, J.D., Hatjina, F. a van Engelsdorp, D. (2013). Standard methods for *Apis mellifera* anatomy and dissection. *Journal of Apicultural Research*, 52, 1–40.
- Chang, J.J., Crall, J.D. a Combes, S.A. (2016). Wind alters landing dynamics in bumblebees. *The Journal of Experimental Biology*, 219, 2819–2822.
- Chapman, R.F. (2013). Vision. In: *The Insects Structure and Function* (eds. Simpson, S.J. a Douglas, A.E.). Cambridge University Press, kap. 22. 5th edn.
- Chittka, L. (1992). The colour hexagon: a chromaticity diagram based on photoreceptor excitations as a generalized representation of colour opponency. *Journal of Comparative Physiology A*, 170, 533–543.
- Clarke, D., Morley, E. a Robert, D. (2017). The bee, the flower, and the electric field: electric ecology and aerial electroreception. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 203, 737–748.
- Clarke, D., Whitney, H., Sutton, G. a Robert, D. (2013). Electric fields by bumblebees. *Science*, 340, 66–69.
- Colin, M.E., Richard, D. a Chauzy, S. (1991). Measurement of electric charges carried by bees: Evidence of biological variations. *Journal of Bioelectricity*, 10, 17–32.
- Cooper, P.D., Schaffer, W.M. a Buchmann, S.L. (1985). Temperature regulation of honey bees (*Apis mellifera*) foraging in the Sonoran Desert. *Journal of Experimental Biology*, 114, 1 – 15.
- Corbet, S.A. (1990). Pollination and the Weather. *Israel Journal of Botany*, 39, 13–30.
- Corbet, S.A., Fussell, M., Ake, R., Fraser, A., Gunson, C., Savage, A. a Smith, K. (1993). Temperature and the pollinating activity of social bees. *Ecological Entomology*, 18, 17–30.
- Corbet, S.A. a Huang, S.Q. (2016). Small bees overheat in sunlit flowers: Do they make cooling flights? *Ecological Entomology*, 41, 344–350.
- Danforth, B.N., Fang, J. a Sipes, S. (2006). Analysis of family-level relationships in bees (Hymenoptera: Apiformes) using 28S and two previously unexplored nuclear genes: CAD and RNA polymerase II. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39, 358–372.

- Danks, H.V. (2004). Seasonal adaptations in arctic insects. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 85–94.
- Darwin, C. (1859). *The Origin of Species; And, the Descent of Man*. Modern library.
- Dedej, S. a Delaplane, K.S. (2004). Nectar-Robbing Carpenter Bees Reduce Seed-Setting Capability of Honey Bees (Hymenoptera: Apidae) in Rabbiteye Blueberry, *Vaccinium ashei*, ‘Climax’. *Environmental Entomology*, 33, 100–106.
- Dedej, S. a Delaplane, K.S. (2005). Net energetic advantage drives honey bees (*Apis mellifera* L) to nectar larceny in *Vaccinium ashei* Reade. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57, 398–403.
- Doyle, J.A. (2012). Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 40, 301–326.
- Dzialowski, E.M., Tattersall, G.J., Nicol, S.C. a Frappell, P.B. (2014). Fluctuations in oxygen influence facultative endothermy in bumblebees. *Journal of Experimental Biology*, 217, 3834–3842.
- Fallis, A.M. a Raybould, J.N. (1975). Response of Two African Simuliids to Silhouettes and Carbon Dioxide. *Journal of Medical Entomology*, 12, 349–351.
- Faulkner, G. (1976). Honeybee behaviour as affected by plant height and flower colour in brussels sprouts. *Journal of Apicultural Research*, 15, 15–18.
- Findley, J.S., Studier, E.H. a Wilson, D.E. (1972). Morphologic Properties of Bat Wings. *Journal of Mammalogy*, 53, 429–444.
- Giurfa, M., Núñez, J., Chittka, L. a Menzel, R. (1995). Colour preferences of flower-naive honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*, 177, 247–259.
- Giurfa, M., Vorobyev, M., Kevan, P. a Menzel, R. (1996). Detection of coloured stimuli by honeybees: Minimum visual angles and receptor specific contrasts. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 178, 699–709.
- Golding, Y.C., Ennos, A.R. a Edmunds, M. (2001). Similarity in flight behaviour between the honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and its presumed mimic, the dronefly *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae). *The Journal of experimental biology*, 204, 139–45.
- Greggers, U., Koch, G., Schmidt, V., Dürr, A., Floriou-Servou, A., Piepenbrock, D., Göpfert, M.C. a Menzel, R. (2013). Reception and learning of electric fields in bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20130528.
- Gumbert, A. (2000). Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate

- preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48, 36–43.
- Haslett, J.R. (1989). Adult feeding by holometabolous insects: pollen and nectar as complementary nutrient sources for *rhingia campestris* (diptera: Syrphidae). *Oecologia*, 81, 361–363.
- Heinrich, B. (1972). Temperature regulation in the bumblebee *Bombus vagans*: A field study. *Science*, 175, 185–187.
- Heinrich, B. (1975). Thermoregulation in bumblebees - II. Energetics of warm-up and free flight. *Journal of Comparative Physiology B*, 96, 155–166.
- Heinrich, B. (1980). Mechanisms of body-temperature regulation in honeybees, *Apis Mellifera*: I. regulation of head temperature. *Journal of Experimental Biology*, 85, 61–72.
- Heinrich, B. (1995). Insect thermoregulation. *Endeavour*, 19, 28–33.
- Heinrich, B. a Buchmann, S.L. (1986). Thermoregulatory physiology of the carpenter bee, *Xylocopa varipuncta*. *Journal of Comparative Physiology B*, 156, 557–562.
- Heinrich, B. a Kammer, A.E. (1973). Activation of the fibrillar muscles in the bumblebee during warm-up, stabiliuzation of thoracic temperature and flight. *Journal of experimental biology*, 58, 677–688.
- Herrera, C.M. (1995). Floral biology, microclimate, and pollination by ectothermic bees in an early-blooming herb. *Ecology*, 76, 218–228.
- Heuschmann, O. (1929). Über die elektrischen eigenschaften der insektenhaare. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 10, 594–664.
- Hocking, B. a Sharplin, C.D. (1965). Flower basking by arctic insects. *Nature*, 206, 215–215.
- Howell, A.D. a Alarcón, R. (2007). *Osmia* bees (Hymenoptera: Megachilidae) can detect nectar-rewarding flowers using olfactory cues. *Animal Behaviour*, 74, 199–205.
- Inouye, D.W. (1980). The Terminology of Floral Larceny. *Ecology*, 61, 1251–1253.
- Jander, U. a Jander, R. (2002). Allometry and resolution of bee eyes (Apoidea). *Arthropod structure & development*, 30, 179–193.
- Johansson, F., Söderquist, M. a Bokma, F. (2009). Insect wing shape evolution: Independent effects of migratory and mate guarding flight on dragonfly wings. *Biological Journal of the Linnean Society*, 97, 362–372.
- Jones, R.T., Poul, Y.L., Whibley, A.C., Mérot, C., Ffrench-Constant, R.H. a Joron, M.

- (2013). Wing Shape Variation Associated With Mimicry In Butterflies. *Evolution*, 67, 2323–2334.
- Kamakoti, R. a Shyy, W. (2004). Fluid-structure interaction for aeroelastic applications. *Progress in Aerospace Sciences*, 40, 535–558.
- Kevan, P.G. (1975). Sun-Tracking Solar Furnaces in High Arctic Flowers: Significance for Pollination and Insects. *Science*, 189, 723–726.
- Kinoshita, M., Sato, M. a Arikawa, K. (1997). Spectral receptors of nymphalid butterflies. *Naturwissenschaften*, 84, 199–201.
- Kirschfeld, K. (1974). The resolution of lens and compound eyes. *Zeitschrift für Naturforschung*, 29 c, 592–596.
- Knauer, A.C. a Schiestl, F.P. (2015). Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecology Letters*, 18, 135–143.
- Kovac, H. a Schmaranzer, S. (1996). Thermoregulation of honeybees (*Apis mellifera*) foraging in spring and summer at different plants. *Journal of Insect Physiology*, 42, 1071–1076.
- Krebs, J.R., Erichsen, J.T., Webber, M.I. a Charnov, E.L. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, 25, 30–38.
- Land, M.F. (1997). Visual acuity in insects. *Annual Review of Entomology*, 42, 147–177.
- Land, M.F., Gibson, G., Horwood, J. a Zeil, J. (1999). Fundamental differences in the optical structure of the eyes of nocturnal and diurnal mosquitoes. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 185, 91–103.
- Litman, J.R. (2019). Under the radar: detection avoidance in brood parasitic bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374, 20180196.
- Lunau, K. (1990). Colour saturation triggers innate reactions to flower signals: Flower dummy experiments with bumblebees. *Journal of Comparative Physiology A*, 166, 827–834.
- Lunau, K. (2010). Innate flower recognition in bumblebees (*Bombus terrestris*, *B. lucorum*; Apidae): Optical signals from stamens as landing reaction releasers. *Ethology*, 88, 203–214.
- Lunau, K. a Wacht, S. (1993). Optical releasers of the innate proboscis extension in the hoverfly *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera). *Journal of Comparative Physiology A*, 174, 575–579.
- MacArthur, R.H. a Pianka, E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *The*

- American Naturalist*, 100, 603–609.
- Macuda, T., Gegear, R., Laverty, T. a Timney, B. (2001). Behavioural assessment of visual acuity in bumblebees (*Bombus impatiens*). *Journal of Experimental Biology*, 204, 559–564.
- Mellanby, K. (1939). Low temperature and insect activity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 127, 473–487.
- Menezes, B.F., Vigoder, F.M., Peixoto, A.A., Varaldi, J. a Bitner-Mathé, B.C. (2013). The influence of male wing shape on mating success in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 85, 1217–1223.
- Menzel, R. (1974). Polarised light detection in the bee, *Apis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology*, 88, 247–270.
- Michener, C.D. (1998). The corbiculae of bees. *Garden*.
- Michener, C.D. (2000). *The Bees of the World*. The John Hopkins University Press.
- Milet-Pinheiro, P., Ayasse, M. a Dötterl, S. (2015). Visual and olfactory floral cues of *Campanula* (Campanulaceae) and their significance for host recognition by an oligolectic bee pollinator. *PLoS ONE*, 10, 1–20.
- Moerman, R., Vanderplanck, M., Roger, N., Declèves, S., Wathelet, B., Rasmont, P., Fournier, D. a Michez, D. (2015). Growth Rate of Bumblebee Larvae is Related to Pollen Amino Acids. *Journal of Economic Entomology*, 109, 25–30.
- Morgan, K.R. a Heinrich, B. (1987). Temperature regulation in bee- and wasp-mimicking syrphid flies. *Journal of Experimental Biology*, 133, 59–72.
- Mumcuoglu, I., Akarsu, G.A., Balaban, N. a Keleş, I. (2005). *Eristalis tenax* as a cause of urinary myiasis. *Scandinavian Journal of Infectious Diseases*, 37, 942–943.
- Neff, J.L. a Simpson, B.B. (1990). The roles of phenology and reward structure in the pollination biology of wild sunflower (*Helianthus annuus* L., Asteraceae). *Israel Journal of Botany*, 39, 197–216.
- Nilsson, D.E. a Kelber, A. (2007). A functional analysis of compound eye evolution. *Arthropod Structure and Development*, 36, 373–385.
- Norgate, M., Boyd-Gerny, S., Simonov, V., Rosa, M.G., Heard, T.A. a Dyer, A.G. (2010). Ambient temperature influences Australian native stingless bee (*Trigona carbonaria*) preference for warm nectar. *PLoS ONE*, 5.
- Ollerton, J., Winfree, R. a Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326.

- Pauli, T., Burt, T.O., Meusemann, K., Bayless, K., Donath, A., Podsiadlowski, L., Mayer, C., Kozlov, A., Vasilikopoulos, A., Liu, S., Zhou, X., Yeates, D., Misof, B., Peters, R.S. a Mengual, X. (2018). New data, same story: phylogenomics does not support Syrphoidea (Diptera: Syrphidae, Pipunculidae). *Systematic Entomology*, 43, 447–459.
- Peters, R.S., Krogmann, L., Mayer, C., Donath, A., Gunkel, S., Meusemann, K., Kozlov, A., Podsiadlowski, L., Petersen, M., Lanfear, R., Diez, P.A., Heraty, J., Kjer, K.M., Klopstein, S., Meier, R., Polidori, C., Schmitt, T., Liu, S., Zhou, X., Wappler, T., Rust, J., Misof, B. a Niehuis, O. (2017). Evolutionary History of the Hymenoptera. *Current Biology*, 27, 1013–1018.
- Potts, S.G., Neumann, P., Vaissière, B. a Vereecken, N.J. (2018). Robotic bees for crop pollination: Why drones cannot replace biodiversity. *Science of The Total Environment*, 642, 665–667.
- Ravi, S., Crall, J.D., Fisher, A. a Combes, S.A. (2013). Rolling with the flow: bumblebees flying in unsteady wakes. *Journal of Experimental Biology*, 216, 4299–4309.
- Ready, D.F., Hanson, T.E. a Benzer, S. (1976). Development of the *Drosophila* retina, a neurocrystalline lattice. *Developmental Biology*, 53, 217–240.
- Richards, K.W. (1994). Ovarian development in the alfalfa leafcutter bee, *Megachile rotundata*. *Journal of Apicultural Research*, 33, 199–203.
- Rossel, S. a Wehner, R. (1984). How bees analyse the polarization patterns in the sky - Experiments and model. *Journal of Comparative Physiology A*, 154, 607–615.
- Rossel, S., Wehner, R. a Lindauer, M. (1978). E-Vector orientation in bees. *Journal of Comparative Physiology A*, 125, 1–12.
- Savile, D.B.O. (1957). Adaptive evolution in the avian wing. *Evolution*, 11, 212–224.
- Schiestl, F.P., Ayasse, M., Paulus, H.F., Lofstedt, C., Hansson, B.S., Ibarra, F. a Francke, W. (1999). Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*, 399, 421–422.
- Schoener, T.W. (1969). Models of optimal size for solitary predators. *The American Naturalist*, 103, 277–313.
- Schott, M., Klein, B. a Vilcinskas, A. (2015). Detection of illicit drugs by trained honeybees (*Apis mellifera*). *PLoS ONE*, 10, 1–12.
- Seeley, T.D. (1974). Atmospheric carbon dioxide regulation in honey-bee (*Apis mellifera*) colonies. *Journal of Insect Physiology*, 20, 2301–2305.
- Solís-Montero, L., Cáceres-García, S., Alavez-Rosas, D., García-Crisóstomo, J.F., Vega-

- Polanco, M., Grajales-Conesa, J. a Cruz-López, L. (2018). Pollinator preferences for floral volatiles emitted by dimorphic anthers of a buzz-pollinated herb. *Journal of Chemical Ecology*, 44, 1058–1067.
- Somanathan, H., Warrant, E.J., Borges, R.M., Wallen, R. a Kelber, A. (2009). Resolution and sensitivity of the eyes of the Asian honeybees *Apis florea*, *Apis cerana* and *Apis dorsata*. *Journal of Experimental Biology*, 212, 2448–2453.
- Sommaggio, D. (1999). Syrphidae: Can they be used as environmental bioindicators? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 74, 343–356.
- Sotavalta, O. (1953). Recordings of High Wing-Stroke and Thoracic Vibration Frequency in Some Midges. *The Biological Bulletin*, 104, 439–444.
- Sowig, P. (1989). Effects of flowering plant's patch size on species composition of pollinator communities, foraging strategies, and resource partitioning in bumblebees (Hymenoptera: Apidae). *Oecologia*, 78, 550–558.
- Spaethe, J. a Chittka, L. (2003). Interindividual variation of eye optics and single object resolution in bumblebees. *Journal of Experimental Biology*, 206, 3447–3453.
- Spaethe, J., Tautz, J. a Chittka, L. (2001). Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 3898–3903.
- Ståhls, G., Hippa, H., Rotheray, G., Muona, J. a Gilbert, F. (2003). Phylogeny of Syrphidae (Diptera) inferred from combined analysis of molecular and morphological characters. *Systematic Entomology*, 28, 433–450.
- Stone, G.N. a Purvis, A. (1992). Warm-up rates during arousal from torpor in heterothermic mammals: physiological correlates and a comparison with heterothermic insects. *Journal of Comparative Physiology B*, 162, 284–295.
- Stone, G.N. a Willmer, P.G. (1989a). Warm-Up Rates and Body Temperatures in Bees: the Importance of Body Size , Thermal Regime and Phylogeny. *Journal of Experimental Biology*, 147, 303–328.
- Stone, G.N. a Willmer, P.G. (1989b). Warm-up rates and body temperatures in bees: The importance of body size, thermal regime and phylogeny. *Journal of Experimental Biology*, 147, 303–328.
- Stout, J.C., Allen, J.A. a Goulson, D. (2000). Nectar robbing, forager efficiency and seed set: Bumblebees foraging on the self incompatible plant *Linaria vulgaris* (scrophulariaceae). *Acta Oecologica*, 21, 277–283.
- Straw, A.D., Warrant, E.J. a O'Carroll, D.C. (2006). A 'bright zone' in male hoverfly

- (*Eristalis tenax*) eyes and associated faster motion detection and increased contrast sensitivity. *Journal of Experimental Biology*, 209, 4339–4354.
- Sukontason, K.L., Chaiwong, T., Piangjai, S., Upakut, S., Moophayak, K. a Sukontason, K. (2008). Ommatidia of blow fly, house fly, and flesh fly: Implication of their vision efficiency. *Parasitology Research*, 103, 123–131.
- Sutherland, J.P., Sullivan, M.S. a Poppy, G.M. (1999). The influence of floral character on the foraging behaviour of the hoverfly, *Episyrphus balteatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93, 157–164.
- Sutton, G.P., Clarke, D., Morley, E.L. a Robert, D. (2016). Mechanosensory hairs in bumblebees (*Bombus terrestris*) detect weak electric fields. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113, 7261–7265.
- Taylor, L.R. (1974). Insect migration, flight periodicity and the boundary layer. *Journal of Animal Ecology*, 43, 225–238.
- Thom, C., Guerenstein, P.G., Mechaber, W.L. a Hildebrand, J.G. (2004). Floral CO₂ reveals flower profitability to moths. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 1285–1288.
- Thompson, F.C. (1969). A new genus of microdontine flies (Diptera: Syrphidae) with notes on the placement of the subfamily. *Psyche: A Journal of Entomology*, 76, 74–85.
- Thorp, R.W. (2000). The collection of pollen by bees. In: *Pollen and Pollination*. Springer Vienna, Vienna, vol. 222, pp. 211–223.
- Tillyard, R.J. (1917). The Sense. In: *The Biology of Dragonflies (Odonata or Paraneuroptera)* (ed. Shipley, A.E.). Cambridge University Press, kap. VII, p. 141.
- Vicens, N. a Bosch, J. (2000). Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (hymenoptera: Megachilidae and apidae). *Environmental Entomology*, 29, 413–420.
- Voskamp, K.E., Everaarts, E. a Den Otter, C.J. (1999). Olfactory responses to attractants and repellents in tsetse. *Medical and Veterinary Entomology*, 13, 386–392.
- Wakakuwa, M., Kurasawa, M., Giurfa, M. a Arikawa, K. (2005). Spectral heterogeneity of honeybee ommatidia. *Naturwissenschaften*, 92, 464–467.
- Waser, N.M., Chittka, L., Price, M.V., Williams, N.M. a Ollerton, J. (1996). Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters. *Ecology*, 77, 1043–1060.
- Wiegmann, B.M. a Collins, K.P. (2002). Phylogenetic relationships of the lower Cyclorrhapha (Diptera: Brachycera) based on 28S rDNA sequences. *Insect Systematics & Evolution*, 33, 445–456.

- Wiegmann, B.M., Trautwein, M.D., Winkler, I.S., Barr, N.B., Kim, J.W., Lambkin, C., Bertone, M.A., Cassel, B.K., Bayless, K.M., Heimberg, A.M., Wheeler, B.M., Peterson, K.J., Pape, T., Sinclair, B.J., Skevington, J.H., Blagoderov, V., Caravas, J., Kutty, S.N., Schmidt-Ott, U., Kampmeier, G.E., Thompson, F.C., Grimaldi, D.A., Beckenbach, A.T., Courtney, G.W., Friedrich, M., Meier, R. a Yeates, D.K. (2011). Episodic radiations in the fly tree of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108, 5690–5695.
- Wiegmann, B.M., Yeates, D.K., Thorne, J.L. a Kishino, H. (2003). Time flies, a new molecular time-scale for brachyceran fly evolution without a clock. *Systematic Biology*, 52, 745–756.
- Williamson, C.H. (1989). Oblique and parallel modes of vortex shedding in the wake of a circular cylinder at low Reynolds numbers. *Journal of Fluid Mechanics*, 206, 579–627.
- Williamson, C.H. (1996). Vortex dynamics in the cylinder wake. *Annual Review of Fluid Mechanics*, 28, 477–539.
- Young, A.D., Lemmon, A.R., Skevington, J.H., Mengual, X., Ståhls, G., Reemer, M., Jordaens, K., Kelso, S., Lemmon, E.M., Hauser, M., De Meyer, M., Misof, B. a Wiegmann, B.M. (2016). Anchored enrichment dataset for true flies (order Diptera) reveals insights into the phylogeny of flower flies (family Syrphidae). *BMC Evolutionary Biology*, 16, 143.
- Zhang, X.M. (2018). Floral volatile sesquiterpenes of *Elsholtzia rugulosa* (lamiaceae) selectively attract asian honey bees. *Journal of Applied Entomology*, 142, 359–362.
- Zhao, L., Huang, Q., Deng, X. a Sane, S.P. (2010). Aerodynamic effects of flexibility in flapping wings. *Journal of the Royal Society Interface*, 7, 485–497.
- Zimmerman, M. (1982). Optimal foraging: Random movement by pollen collecting bumblebees. *Oecologia*, 53, 394–398.