

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Aljaž JENIČ

**FENOLOGIJA IN EKOLOGIJA ČMRLJEV (*Bombus spp.*) V DINARSKIH
GOZDOVIH SLOVENIJE**

MAGISTRSKO DELO

Ljubljana, 2016

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Aljaž JENIČ

**FENOLOGIJA IN EKOLOGIJA ČMRLJEV (*Bombus spp.*) V DINARSKIH
GOZDOVIH SLOVENIJE**

MAGISTRSKO DELO

**FENOLOGY AND ECOLOGY OF BUMBLEBEES (*Bombus spp.*) IN DINARIC
FOREST IN SLOVENIA**

M. SC. THESIS

Ljubljana, 2016

Magistrsko delo je zaključek podiplomskega študija bioloških in biotehniških znanosti. Raziskovalno delo je bilo opravljeno na Biotehniški fakulteti, na Oddelku za biologijo.

Na podlagi statuta Univerze v Ljubljani ter po sklepu senata Biotehniške fakultete z dne 1. 6. 2015 je bilo potrjeno, da kandidat izpolnjuje pogoje za magistrski Podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti ter opravljanje magisterija s področja biologije. Za mentorja je bil imenovan prof. dr. Ivan Kos.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Janko BOŽIČ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za
Biologijo

Član: prof. dr. Rudi VEROVNIK
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za
Biologijo

Član: doc. dr. Meta VIRANT-DOBERLET
Nacionalni Inštitut za Biologijo, Oddelek za raziskave
organizmov in ekosistemov

Datum zagovora: 19. 5. 2016

Podpisani izjavljam, da je naloga rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Aljaž Jenič

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Md
DK	UDK 595.799(043.2)=163.6
KG	fenologija/prehrana /čmrlji/ <i>Bombus</i> /gozdna jasa/dinarski gozd/ razvojna faza gozda
AV	JENIČ, Aljaž, univ. dipl. biolog
SA	KOS, Ivan (mentor)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Podiplomski študij bioloških in biotehniških znanosti, področje biologije
LI	2016
IN	FENOLOGIJA IN EKOLOGIJA ČMRLJEV (<i>Bombus spp.</i>) V DINARSKIH GOZDOVIH SLOVENIJE
TD	Magistrsko delo (podiplomski študij)
OP	VIII, 84 str., 10 pregl., 23 sl., 207 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AI	Čmrlji so dobro raziskana skupina oprasovalcev, ki v zadnjem času dobiva vedno več pozornosti. Večina raziskav je narejenih na kmetijskih površinah v zahodni Evropi in Severni Ameriki. Mnogo manj pa je o čmrljih znanega v njihovem naravnem okolju, ki je v Evropi večinoma gozd. V raziskavi smo se zato osredotočili na obširne, relativno naravno ohranjene gozdnate površine v Dinarskem gorstvu v južni Sloveniji. Raziskave čmrljev so potekale na dva načina: redna pol urna vzorčenja na vnaprej izbranih gozdnih jasad in vzorčenja na naključno izbranih mestih znotraj vzorčenega območja. Skupno smo na območju našli 13 vrst čmrljev; pet vrst je kleptoparazitskih. Najštevilčnejše so bile vrste <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i> , <i>B. hortorum</i> in <i>B. lapidarius</i> , ki so med najpogostejšimi vrstami tudi na kmetijskih površinah v večjem delu Evrope. Čmrlji so hrano najpogosteje nabirali na zelnatih trajnicah iz družine ustnatic in nebinovk. Čmrlji so v dinarskem gozdu prisotni na vseh večjih presvetlitvah, pogosti so tudi na manjših presvetlitvah in ob gozdnih cestah. V strnjenem gozdu se pogosto pojavljajo predvsem v starejših razvojnih fazah gozda, medtem ko so v mlajših razvojnih fazah redki.

KEY WORD DOCUMENTATION

DN	Md
DC	UDK 595.799(043.2)=163.6
CX	phenology/food/bumblebees/ <i>Bombus</i> /forest clearing/dinaric forest/forest succession phase
AU	JENIČ, Aljaž
AA	KOS, Ivan (supervisor)
PP	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
PB	University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Postgraduate study of Biological and Biotechnical Sciences, Field: Biology
PY	2016
TI	FENOLOGY AND ECOLOGY OF BUMBLEBEES (<i>Bombus spp.</i>) IN DINARIC FOREST IN SLOVENIA
DT	M. Sc. Thesis
NO	VIII, 84 p., 10 tab., 23 fig., 207 ref.
LA	sl
AL	sl/en
AB	Bumblebees are well-studied group of pollinators and are gaining more and more attention. Most of the research was made in the agricultural landscapes in western Europe and North America. However much less is known about their ecology in forest which is their primary habitat in Europe. In this study, we therefore focused on extensive, relatively preserved natural forest in Dinaric Mountains in southern Slovenia. Two sampling methods were used: regular half-hour sampling at pre-selected forest clearings and sampling of randomly selected sites within the sampling area. Thirteen species of bumblebees were found, including five species of cuckoo bumblebees. The most numerous were the species <i>B. lucorum</i> , <i>B. pascuorum</i> , <i>B. pratorum</i> , <i>B. hortorum</i> and <i>B. lapidarius</i> . All of them are among the most common species in farmland habitats in larger part of Europe. Bumblebees were found to collect food mostly from herbaceous perennial plants of the mint and aster family. Bumblebees are present in the Dinaric forest at all major clearings; they are also common in smaller clearings and along forest roads. In a continuous forest they often occur in older succession stages of forest, while they are rare in younger stages of forest.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORD DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO SLIK	VII
KAZALO PREGLEDNIC	VIII
1 UVOD	1
1.1 NAMEN NALOGE	2
2 PREGLED OBJAV	3
2.1 RAZISKANOST	3
2.1.1 Raziskanost čmrljev v Sloveniji	3
2.2 RAZŠIRJENOST	4
2.3 VZDRŽEVANJE TEMPERATURE	5
2.4 ŠIRJENJE AREALA - KOLONIZACIJA	6
2.5 ŽIVLJENJSKI CIKEL	9
2.5.1 Delitev vrst po dolžini cikla	12
2.6 PREHRANA	13
2.6.1 Izbira hranilnih rastlin	13
2.6.2 Označevanje cvetov	14
2.6.3 Doslednost obiskovanja območij	14
2.6.4 Doslednost obiskovanja cvetov	15
2.6.5 Oddaljenost od gnezda	16
2.6.6 Soobstoj več vrst	17
2.7 OGROŽENOST	18
2.8 ČMRLJI V GOZDNI KRAJINI	20
3 MATERIAL IN METODE	22
3.1 VZORČENO OBMOČJE	22
3.2 VZORČENJE	24
3.3 STATISTIČNA OBDELAVA	31

4	REZULTATI	34
4.1	FENOLOGIJA ČMRLJEV NA STALNIH VZORČNIH MESTIH	36
4.2	NAKLJUČNA VZORČNA MESTA	41
4.3	PREHRANA ČMRLJEV	44
5	RAZPRAVA IN SKLEPI	52
5.1	SPLOŠNO	52
5.2	FENOLOGIJA	54
5.3	PREHRANA	58
5.4	NAKLJUČNA VZORČNA MESTA	62
5.5	SKLEPI	65
6	POVZETEK	65
7	SUMMARY	68
8	VIRI	70

ZAHVALA

KAZALO SLIK

Sl. 1: Pestorst na območju avtohtone poselitve čmrljev v svetu.....	5
Sl. 2: Samček vrste <i>B. pratorum</i>	12
Sl. 3: Vzorčeno območje	24
Sl. 4: Prikaz lokacije vzorčenega območja in stalnih vzorčnih mest	27
Sl. 5: Prikaz razporeditve obiskanih naključnih vzorčnih mest znotraj vzorčenega obm.	28
Sl. 6: Jasa na Medvednjaku	29
Sl. 7: Jasa v Lazih	30
Sl. 8: Naključno vzorčno mesto v gozdu v razvojni fazi debeljaka (foto: A Jenič, 2004)	30
Sl. 9: Naključno vzorčno mesto v gozdu v razvojni fazi drogovnjaka.....	31
Sl. 10: Delež vzorčnih mest na katerih so se pojavljale posamezne vrste čmrljev v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004.	35
Sl. 11: Podobnost čmrljih združb (Bray-Curtisov index različnosti) na stalnih vzorčnih mestih v letu 2004.	36
Sl. 12: Število matic, delavk in samčkov <i>B. lucorum</i> na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004.....	37
Sl. 13: Število matic, delavk in samčkov <i>B. pascuorum</i> na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11... 38	38
Sl. 14: Število matic, delavk in samčkov <i>B. hortorum</i> na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11... 38	38
Sl. 15: Število matic, delavk in samčkov <i>B. lapidarius</i> na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11... 39	39
Sl. 16: Število matic, delavk in samčkov <i>B. pratorum</i> na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11... 40	40
Sl. 17: Kumulativna primerjava števila najpogostejših vrst čmrljev na stalnih vzorčnih mestih v celotni sezoni vzorčenja. Časovna skala je razložena pod sliko 11	41
Sl. 18: Število najdenih vrst na naključnih vzorčnih mestih glede tipa vzorčnega mesta. 44	44
Sl. 19: Delež opazovanih obiskov samic najpogostejših vrst čmrljev <i>B. lucorum</i> na cvetovih različnih rastlinskih vrst v celotni sezoni vzorčenja in v vseh vzorčenjih.....	46
Sl. 20: Primerjava prehrane vseh vrst čmrljev glede na življenjsko dobo rastlin.....	49
Sl. 21: Prehranska niša (izražena z Shannon – Wienerjevim diverzitetnim indeskom) samic najpogostejših vrst čmrljev na stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11	50
Sl. 22: Podobnost prehrane (Bray-Curtisov index različnosti) delavk in matic petih najpogostejših vrst čmrljev na vseh vzorčenjih stalnih/naključnih vzorčnih mest v letu 2004	51
Sl. 23: Samček kleptoparazitske vrste <i>B. rupestris</i>	58

KAZALO PREGLEDNIC

Pregl. 1: Seznam stalnih vzorčenih mest, njihova površina in koordinate centroida (v Gaüs-Krugerjevem koordinatnem sistemu).....	26
Pregl. 2: Seznam vrst in število čmrljev najdenih na raziskovanem območju v južni Sloveniji v vseh vzorčenjih v letu 2004.	34
Pregl. 3: Pregled podatkov na vzorčenjih naključnih točk na raziskovanem območju v letu 2004	42
Pregl. 4: Primerjava prisotnosti čmrljev na naključnih vzorčnih mestih glede na razvojno fazo gozda v raziskovanem območju v letu 2004 s pomočjo chi-kvadrat testa (χ^2). Vzorčna mesta na presvetlitvah in cestah so združena v skupno kategorijo.....	42
Pregl. 5: Število najdb pogostih vrst čmrljev na posameznih obiskih, glede na tip naključne točke (številke v oklepaju pomenijo delež pojavljanja vrste v obiskih določenega habitata), v raziskovanem območju v letu 2004	43
Pregl. 6: Rastlinske vrste na katerih so samice vseh vrst čmrljev najpogosteje nabirale hrano v vseh vzorčenjih in v celotni sezoni v letu 2004.....	45
Pregl. 7: Rastlinske vrste na katerih so samčki vseh vrst čmrljev najpogosteje nabirali hrano v vseh vzorčenjih in v celotni sezoni v letu 2004.....	45
Pregl. 8: Število prehranjevalnih obiskov na cvetovih rastlin (združeno po družinah) vseh vrst čmrljev na vseh vzorčenjih v letu 2004	48
Pregl. 9: Prekrivanje prehranske niše (C) na gozdnih jasah in v strnjenem gozdu za štiri najpogostejše vrste na vzorčenjih v južni Sloveniji v letu 2004	51
Pregl. 10: Dolžina jezička in največje število delavk v gnezdu (po von Hagen, 2003) pri petih najpogostejših vrstah čmrljev v vzorčnem območju leta 2003. Vrednosti dolžine jezička veljajo za delavke, vrednosti v oklepaju veljajo za matice	62

1 UVOD

Čmrlji so evsocialne, srednje velike do zelo velike čebele in so ena izmed najpomembnejših skupin oprasovalcev tako kulturnih kot divje rastočih rastlin (Corbet in sod., 1991; Osborne in Williams, 1996; Broadbent in Bourke, 2012). Ocenjujejo celo, da so v Evropi med petimi najpomembnejšimi oprasovalci kulturnih rastlin kar tri vrste čmrljev (Kleijn- neobjavljeno, citirano po Nieto in sod., 2014). Čmrlji so zlasti pomembni za oprasovanje rastlin iz družin metuljnic, razhudnikovk, bučnic in rožnic. Mnoge divje rastlinske vrste v zmernih klimatih, v arktičnih območjih in v gorah oprasujejo izključno ali večinoma samo čmrlji (Goulson, 2003). Za mnoge druge rastlinske vrste pa velja, da se njihova produkcija semen močno poveča, če jih obiskujejo čmrlji (Kwak, 2015).

Kmetijstvo ima v Evropi že dolgo zgodovino, a okoljski problemi, povezani z delovanjem kmetijstva, so v zadnjih desetletjih močno narasli. Povečana uporaba kmetijske mehanizacije, večanje kmetijskih površin, zmanjševanje števila vrst gojenih kultur in zmanjševanje površin, ki niso namenjene pridelovanju poljščin ter povečana uporaba gnojil in pesticidov so glavni razlogi, ki vodijo k dobro dokumentirani izgubi diverzitete tako živali kot rastlin (povzeto v Stoate in sod., 2001). Spremembe v rabi tal od ekstenzivno gojenih travnatih površin k intenzivno obdelanim površinam močno prizadane žuželke, ki so vezane na cvetove rastlin - tudi čmrlje.

Nieto in sod. (2014) v Evropskem rdečem seznamu čebel poročajo, da ima skoraj polovica vrst čmrljev (46 %) negativne populacijske trende, le 29 % vrst ima stabilne, 13 % vrst pa pozitivne populacijske trende. Nieto in sod. (2014) tudi ocenjujejo, da je približno četrtnina (24 %) vrst ogroženih, nadaljnjih 4 % vrst pa je potencialno ogroženih.

Nemajhen del kmetijskih površin v Evropi pa ni podvržen intenzifikaciji kmetijstva, ampak se kmetovanje na teh površinah opušča in pogosto prepušča zaraščanju z gozdom (Keenleyside in Tucker, 2009). Kako zaraščanje travnatih površin z gozdom vpliva na čmrlje združbe, je zelo slabo raziskano. Čmrlji so namreč tradicionalno obravnavani in dobro raziskani kot travniški organizmi, zelo malo pa pravzaprav vemo o razširjenosti in ekologiji čmrljev v gozdnih ekosistemih. Zahodna in srednja Evropa bi bila brez delovanja človeka skoraj popolnoma prekrita z različnimi gozdnimi združbami. Le predeli nad gozdno mejo, skrajni severni deli Evrope, močvirna področja in travnate stepe ob Črnem morju so večja območja, kjer potencialna vegetacija ni gozdnata (Bohn in sod., 2003). Naše znanje o čmrljih večinoma ne izhaja iz gozdnega prostora, ki je v Evropi njihov primarni življenjski prostor, ampak iz odprtih travniških površin, ki so nastala z delovanjem človeka.

1.1 NAMEN NALOGE

Osnovni namen naloge je pridobiti nova znanja o čmrljih v gozdnem prostoru, ki je vsaj v večjem delu Evrope njihovo primarno življenjsko okolje. Čmrlji imajo v gozdu predvidoma manj razpoložljive hrane, zato pričakujemo, da bodo čmrlji pogostejši in vrstno pestrejši na večjih in manjših presvetlitvah kot v strnjenem gozdu. Pričakujemo tudi pozitivno korelacijo med velikostjo presvetlitev in vrstno pestrostjo čmrljev. Predvidevamo, da bodo čmrlji v gozdu pripadniki vrst z majhnimi kolonijami in zgodnjimi ter kratkimi življenjskimi cikli. Take vrste lahko izkoristijo cvetenje v gozdni podrasti, še preden se olistajo drevesa. Čmrlje v gozdu pričakujemo predvsem v mlajših sukcesijskih fazah gozda, kjer je večja gostota primernih prehranskih rastlin. Prav tako pričakujemo, da bodo vrste, ki se pojavljajo v gozdu, izrazito polilektične, torej take, ki nabirajo hrano na večjem številu žužkocvetk.

2 PREGLED OBJAV

2.1 RAZISKANOST

Čmrlji so ena izmed bolj raziskanih skupin nevretenčarjev. V svetu je danes poznano 239 vrst čmrljev (brez fosilnih predstavnikov) (Williams, 1998), vse pa uvrščamo v skupen rod *Bombus*. Williams (1998) ocenjuje, da je v nasprotju z večino drugih skupin nevretenčarjev, večina vrst čmrljev že odkritih. V bolj raziskanih predelih (v Evropi in severni Ameriki) novih vrst ne pričakujemo, ena izmed zadnjih opisanih vrst v Evropi je celo dobila ime *Bombus inexpectatus* Tkalcu 1963. Čmrlji so zaradi nezahtevnega gojenja, socialnega življenja v majhnih skupnostih, svoje neagresivnosti in dejstva, da jih med nabiranjem zlahka opazujemo, ne da bi jih pri tem motili, zelo priljubljen objekt za preučevanje. Čmrlji so odigrali tudi pomembno vlogo pri razvoju optimalne teorije nabiranja hrane (»optimal foraging theory«) (Prys-Jones in Corbet, 1991). Po odkritju, da lahko čmrlje spridoma uporabljamo v rastlinjakih za opraševanje paradižnika leta, 1985 (Velthuis, 2006), so se mnoge raziskave posvetile gojenju čmrljev, različnim fazam življenjskega cikla in opraševanju kulturnih rastlin. O pomembnosti čmrljev in o dejavnikih, ki vplivajo na njihovo številčnost, je v svojem delu O nastanku vrst pisal že Charles Darwin (2009).

2.1.1 Raziskanost čmrljev v Sloveniji

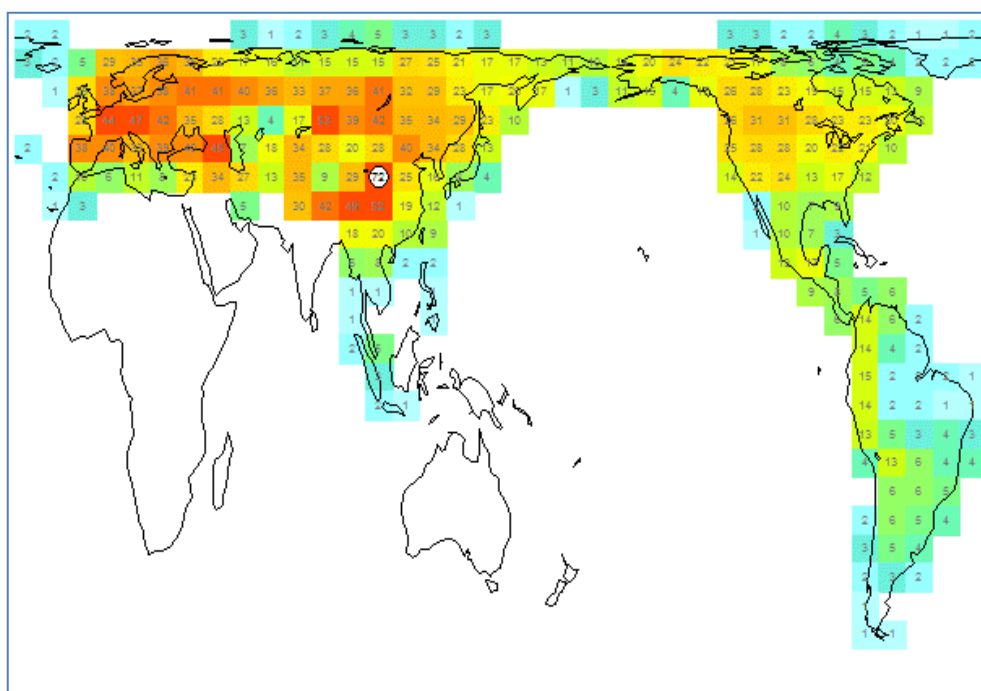
V Sloveniji čmrlji sicer niso tako dobro raziskani kot v severni Evropi, vendar se v zadnem času zanimanje zanje počasi povečuje. Prvi je v naših krajih opisal nekaj vrst Scopoli, med njimi tudi eno izmed najpogostejših vrst čmrljev v Evropi *B. pascuorum* (Scopoli, 1763). V novejšem času je prve popise divjih čebel, kamor sodijo čmrlji, objavil Andrej Gogala (Gogala, 1991, 1994, 1999). Iz veterinarskega vidika je čmrlje predstavila Vidmar (2000), sledilo je diplomsko delo o biogeografiji čmrljev v Sloveniji (Jenič, 2003), doktorsko delo o karakterizaciji vrst in populacij čmrljev v Sloveniji je leta 2007 objavil Peter Kozmus (Kozmus, 2007). V zadnjih letih sta bili objavljeni še diplomski deli o uporabi čmrljev pri opraševanju jagod (Kardinar, 2012) in o jesenski paši čmrljev (Tornar, 2015) ter prispevki o dnevni aktivnosti čmrljev (Bevk, 2007; Grad, 2013); o novih favnističnih odkritjih čmrljev v Sloveniji (Gogala in Jenič, 2003; Jenič in sod., 2010). V letu 2010 je bila natisnjena tudi prva knjiga o čmrljih v Sloveniji: Pomembni in ogroženi opraševalci: Čmrlji v Sloveniji (Grad in sod., 2010), leta 2016 pa že druga knjiga: Redkejše vrste čmrljev v Sloveniji: Nekatere značilnosti čmrljev in zanimivosti (Grad in sod., 2016).

2.2 RAZŠIRJENOST

Vzroke za dobro raziskanost čmrljev lahko iščemo tudi v njihovi razširjenosti. Čmrlji so zelo pogosti v zmernih klimatih severne poloble, od koder so, vsaj nekoč, prihajali pomembnejši zbiralci žuželk. Čmrlji so bili, podobno kot metulji, zaradi svoje velikosti, barve in dnevne aktivnosti tako priljubljeni pri zbiralcih, da so jih iskali tudi v bolj odročnih predelih sveta (Williams, 1998).

Čmrlje najdemo v zelo različnih okoljih, npr. v tropskem gozdu v nižinskem delu porečja Amazonke (Cameron in sod., 1999), v gorah na Filipinih (Starr in Geronimo, 1990), na Grenlandiji (Williams, 1998) in v Himalaji do 5800 m nadm. višine (Williams, 1985). Najbolj pogosti pa so v travnatem okolju na višjih nadmorskih legah v severnih zmernih klimatih (Cameron in sod., 2007). Največje pestrosti čmrlji dosežajo v gorovjih osrednje Azije (Himalaja, Kunjun šan, Tjan šan, Altaj), na Kavkazu in v Alpah (Slika 1) (Williams, 1996). Na južni polobli je vrst manj, prav tako je tam njihov areal manjši. Prisotni so sicer v večjem delu Južne Amerike, glavnina vrst se pojavlja v Andih. V starem svetu so naravno razširjeni proti jugu do Filipinov in Indonezije. Ljudje smo jih nekoč selili zaradi oprave detelje, danes pa predvsem zaradi oprave razhudnikovk. Danes so čmrlji tako razširjeni tudi na območjih, kjer naravno niso prisotni npr. v Novi Zelandiji (Goulson, 2014) in Tasmaniji (Hingston in sod., 2002). Posamezne vrste, predvsem *B. terrestris*, so naseljene tudi v Izraelu (Dafni in Shmida, 1996), Čilu (Arretz in Macfarlane, 1986), na Japonskem (Inari in sod., 2005), v Mehiki, Koreji, Tajvanu, Maroku, Urugvaju (Dafni in sod., 2010) in verjetno še marsikje.

Čmrlji so razširjeni po skoraj celotni Evropi, velike pestrosti pa dosežajo celo na severu Skandinavije (Loken, 1973; Williams, 1996). Največ vrst v Evropi najdemo v Alpah, ki najverjetneje predstavljajo njihov refugij v trenutnem interglacialu (Williams, 1985). Enako je tudi v Sloveniji, kjer je pestrost čmrljev največja v gorskem alpskem svetu, precej manjša pa v ostalih regijah Slovenije (Jenič, 2003). Doslej je bilo v celotni Sloveniji najdenih 35 vrst čmrljev (Gogala, 1999; 2011; Gogala in Jenič, 2003; Jenič in sod., 2010).



Slika 1: Pestorst na območju avtohtone poselitve čmrljev v svetu. Barva in številka predstavljata št. vrst v posameznem kvadratu (vir: <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/bombus/> po Williams (1996)).

2.3 VZDRŽEVANJE TEMPERATURE

Uspeh čmrljev v gorskem okolju v severnih zmernih klimatih je verjetno posledica njihove fakultativne endotermije in kratkih življenjskih ciklov (Williams, 1985). Med počivanjem imajo čmrlji telesno temperaturo zelo podobno temperaturi okolice, za letenje pa se mora temperatura oprsja dvigniti nad 30 °C in hkrati ne sme presegati 44 °C (Heinrich, 1979). Pred letenjem se čmrlji segrejejo tako, da hkrati krčijo letalne mišice, ki krila dvigujejo in tudi tiste mišice, ki krila spuščajo. Ob krčenju mišic se sprošča toplota, sama krila pa se pri tem ne premikajo, edini zunanji znak takšnega segrevanja je utripanje zadka, ki pospešuje dotok kisika mišicam v oprsju (Heinrich, 1979). Čmrlji se lahko segrejejo tudi brez krčenja letalnih mišic. V mirujočih letalnih mišicah lahko poteka kemična reakcija, t.i. substratni cikel med fruktozo 6-fosfatom in fruktozo difosfatom, pri katerem se sprošča toplota. Ta cikel omogoča segrevanje ali vsaj zmanjša ohlajanje čmrljev v času, ko hrano nabirajo na cvetovih, a se pri tem ne smejo preveč ohladiti, saj bodo kmalu spet zleteli na naslednje cvetove (Newsholme in sod., 1972). Največje količine encimov, ki katalizirajo omenjeni cikel, so našli prav v mišicah tistih vrst čmrljev, ki večinoma hrano nabirajo na socvetjih in torej relativno več časa preživijo na cvetovih kot v zraku (Prys-Jones, 1986). Opisano segrevanje preko substratnega cikla ni povsem potrjeno in nekatere raziskave je ne

potrjujejo (povzeto v Goulson, 2003). Visoko temperaturo, ki jo potrebujejo za letenje, čmrlji lažje vzdržujejo zaradi dolge in goste odlakanosti, poleg tega so čmrlji v primerjavi z drugimi čebelami večji in imajo zato tudi ugodnejše razmerje med površino in prostornino. Čmrlji s svojim sistemom ogrevanja (katerimkoli že) ogrevajo tudi zarod v gnezdu in tako pospešijo njegov razvoj. Zaradi sistema ogrevanja in prilagoditev za vzdrževanje visoke telesne temperature so čmrlji uspešni v hladnejših razmerah, na primer na višjih geografskih širinah, v višjih nadmorskih legah in v zgodnjem spomladanskem času v zmernih klimatih. Te prilagoditve vplivajo na njihov fenološki cikel, saj jim omogočajo letenje in nabiranje hrane tudi v hladnejših obdobjih, ko druge čebele še niso aktivne. Hkrati pa pomembno vplivajo tudi na izbiro hranilnih rastlin in razširjenost posameznih vrst čmrljev.

2.4 ŠIRJENJE AREALA - KOLONIZACIJA

Sposobnost razširjanja na večje razdalje je izredno pomembna lastnost, ki lahko precej pripomore k obstanku vrste v fragmentiranem prostoru (Hanski in Simberloff, 1997). Ovrednotenje disperzije ima lahko zato velik pomen v strategiji varovanja in ohranjanja vrste. Pri čmrljih sta zmožnost disperzije in princip kolonizacije novih območij slabo raziskana. Čmrlji so na fragmentacijo habitata zelo občutljivi (Goulson in sod., 2011), zato je njihovo širjenje stran od gnezda še posebej pomembno. Že ugotavljanje oddaljevanja delavk od gnezda med nabiranjem hrane je težavno, kako daleč od gnezda se oddaljijo spolni osebki, pa je še težja naloga (Goulson in sod., 2011). Zaradi velikega števila favnističnih podatkov obstaja nekaj relativno dobro dokumentiranih sprememb povečanja areala posameznih vrst.

Macdonald (2001) poroča o kolonizacijo severne Škotske z vrstama *B. terrestris* in *B. lapidarius*. Širjenje teh dveh vrst proti severu je dobro dokumentirano in relativno konstantno. *B. terrestris* se je med leti 1976-2000 razširil vsaj za 98 km proti severu, kar je povprečno 4,1 km na leto. V istem času se je *B. lapidarius* proti severu razširil za 196 km oziroma povprečno 7,0 km/leto. Avtor predvideva, da so klimatske spremembe najverjetnejši razlog za širjenje areala proti severu, čeprav ni bilo zaznavnega trenda v temperaturnih razlikah v preučevanem obdobju (Macdonald, 2001).

Širjenje areala posameznih vrst čmrljev smo zaznali tudi v Sloveniji (Jenič in sod., 2010). Vrsta *B. haematurus* je razširjena predvsem v vzhodnem Sredozemlju in v mali Aziji. Reinig (1974) je najdbe iz Albanije in Srbije smatral za najbolj zahoden in najbolj severni del areala vrste. Leta 1982 so vrsto že opazili na Madžarskem (Jozan, 2001), 1995 v Avstriji (Teppner, 2010), leta 2003 v Sloveniji (Jenič in sod., 2010) in na Slovaškem (Šima in Smetana, 2009). *B. haematurus* je bil opažen tudi že na Češkem, najbolj severni najdbi pa sta v Avstriji severno od Dunaja in na Slovaškem na gori Tribeč (Bossert in Schneller,

2014). Kdaj točno se je *B. haematurus* začel širiti proti severozahodu, sicer ni povsem jasno, a če upoštevamo distribucijo, ki jo poročajo Reinig (1974) ter Bossert in Schneller (2014), je *B. haematurus* v 35 letih razširil svoj areal za približno 400 km proti severu Evrope, kar je v povprečju nekaj več kot 11 km na leto.

Še en podoben primer širjenja proti severu je vrsta *B. hypnorum* na Britanskem otočju. Čmrlje te vrste so na Britanskem otočju prvič opazili leta 2001 v južni Angliji (Goulson in Williams, 2001). Goulson in Williams (2001) namernega prenosa vrste sicer ne izključujeta a vseeno predvidevata, da je prišla na Britansko otočje sama preko Angleškega kanala iz Francije. *B. hypnorum* je leta 2014 poseljeval že večino Anglije, Walesa in južne Škotske. V zadnjih 12 letih se je njegova razširjenost pomaknila za skoraj 600 km proti severu, kar v povprečju predstavlja 50 kilometrov na leto (Crowther in sod., 2014).

Podobnih primerov, ko so posamezne vrste čmrljev v nekaj letih hitro povečale areal, je dokumentiranih še kar nekaj. Tako so v Kanadi opazili širjenje vrste *B. moderatus* proti vzhodu (Owen in sod., 2012). V zadnjih 20 letih se je ta vrsta razširila 80 km proti vzhodu, povprečno 4 km /leto. Owen in sod. (2012) širjenje vrste razlagajo kot nadaljevanje širjenja vrste v interglacialu. To širjenje pa je verjetno pospešeno zaradi zapolnjevanja ekološke niše, ki je posledica izginjanja vrste *B. occidentalis* (Owen in sod., 2012).

Tudi iz nekaterih anekdotičnih opazovanj lahko sklepamo na to, da je lahko razdalja, ki jo naredi matica od mesta izleganja do mesta osnovanja gnezda, lahko precej velika. Tako Pekkarinen in Teras (1993) pišeta, da so videli čmrlje *B. lucorum* na sredini Finskega zaliva, sam pa sem opazil matico *B. terrestris*, ki se je ustavila na ribiški ladji v slovenskem morju, več kot 4 km oddaljeni od kopnega.

Podatki o širjenju alohtonih vrst čmrljev morda še boljše pokažejo na sposobnost kolonizacije v skoraj idealnih pogojih. Pri avtohtonih vrstah vedno obstaja možnost, da je bila vrsta v preteklosti spregledana, medtem ko imamo o vnosu alohtonih vrst pogosto natančne podatke o kraju, vrsti in času vnosa, včasih celo o številu prinesenih družin. Tako so že leta 1885 poslali prve hibernirajoče matice iz Britanskega otočja na Novo Zelandijo, zaradi pomanjkanja oprashačevalcev detelje. Sedemdeset matic neznanih vrst je bilo ob pristanku ladje na Novi Zelandiji še živih. Štiri leta kasneje so prve čmrlje opazili v več kot 160 km oddaljenih krajih (Goulson, 2014).

Prav tako za oprashačevanje detelje so leta 1982 in 1983 v Čile prenesli vrsto *B. ruderatus*. Čmrlji te vrste so zanimivo izviral prav iz Nove Zelandije (Arrets in Macfarlane, 1986), saj so v Veliki Britaniji medtem postali že zelo redki (Goulson, 2014). Do leta 1994 so se potomci teh čmrljev že pojavili v Argentini (Abrahamovich in sod., 2001). Leta 1998 so v Čile naselili tudi vrsto *B. terrestris*, ki se je razširila po Patagoniji s skoraj neverjetno hitrostjo 200 km/leto (Schmid-Hempel in sod., 2014).

V Tasmaniji so prve čmrlje vrste *B. terrestris* opazili leta 1992, kamor so bili prinešeni brez dovoljenj. Vrsta se je hitro razširila in v 9-ih letih s povprečno hitrostjo 25 km/leto kolonizirala ogromno območje (Hingston in sod., 2002).

Ker so čmrlji socialne žuželke z enoletnimi cikli, je na zgornjih primerih izračunana povprečna hitrost širjenja čmrljev, pravzaprav razdalja, ki jo naredi matica od mesta izleganja do mesta gnezdenja. Čmrlji so dobri letalci in so le redko prisotni v driftu žuželk (Pekkarinen in Teras, 1993), zato hitrega širjenja verjetno ne moremo pripisati pasivnim premikom. Kako daleč se delavke med nabiranjem hrane oddaljijo od gnezda, je tema, ki je v zadnjem času deležna precej pozornosti (glej podpoglavje 2.6.5). Vendar pri premikih delavk ne gre za zmožnost kolonizacije, oziroma za prenos genov, saj se delavke praviloma ne razmnožujejo. Matice se od gnezda oddaljijo v času iskanja spolnega partnerja, med iskanja primerne mesta za hibernacijo, ali spomladi po hibernaciji med iskanjem prostora za gnezdenje (Lepais in sod., 2010); oddaljevanje samčkov pa poteka le v času iskanju spolne partnerke. Raziskave o razširjanju spolnih osebkov so redke in večinoma temeljijo na genetskih analizah. Spolni osebki se med nabiranjem hrane od gnezda lahko oddaljijo dlje kot delavke: za samčke *B. terrestris* (Kraus in sod., 2009) ocenjujejo, da se od gnezda lahko oddaljijo do 9,9 km, medtem ko se matice *B. pascuorum* lahko oddaljijo od gnezda vsaj za 3 kilometre, matice *B. lapidarius* pa vsaj 5 kilometrov (Lepais in sod., 2010). Ugotovljene razdalje so manjše od izračunanih iz širjenja areala vrst, kar kaže na naše pomanjkljivo znanje o tej tematiki pri čmrljih.

Čmrlje matice se spomladi pogosto bojujejo za gnezditveni prostor, včasih je matic toliko, da so tla v gnezdu posuta z mrtvimi maticami (Fisher, 1993). Tudi gojitelji čmrljev ugotavljajo, da se spomladi v čmrljake včasih same naseljujejo matice vrst, ki so jih poseljevale že prejšnja leta (lastna opazovanja, Janez Grad, ustno 2015). Čeprav ne moremo z gotovostjo trditi, da se v gnezda vračajo osebki, ki so se tam izlegli, je to zelo verjetno. Očitno se del populacije razširja daleč od gnezda, del pa ostaja v neposredni bližini. Podobno so ugotovili za nekatere vrste metuljev, kjer večina osebkov ostaja znotraj območja, kjer so se izlegli, majhen del populacije pa se lahko širi zelo daleč (povzeto v Thomas in Hanski, 1979).

Z genetskimi metodami so disperzijo čmrljev ugotavljali tudi posredno. Raziskave preučevanja disperzije in vpliva izolacije na populacije in združbe so pogosto izvaja na otokih; tak primer so recimo Zahodni Škotski otoki (Darvill in sod., 2006, 2010; Goulson in sod., 2011). S preučevanjem podobnosti med posameznimi populacijami čmrljev so ugotovili, da se posamezne vrste v sposobnosti širjenja med seboj zelo razlikujejo. Tako naj bi vrsta *B. jonellus* redno potovala med posameznimi otoki čez morje tudi preko 30 km, druge preučevane vrste pa so precej manj mobilne (Darvill in sod., 2006, 2010). Največje razlike med populacijami na otokih in torej najmanjšo možnost dispergiranja so presenetljivo ugotovili pri eni izmed najpogostejših vrst *B. hortorum*. Goulson in sod.

(2011) zato predvidevajo, da bo ta vrsta zaradi svoje manjše zmožnosti širjena ob dodatni fragmentaciji habitata morda kmalu postala ogrožena.

2.5 ŽIVLJENJSKI CIKEL

Čmrlji imajo praviloma enoletni življenjski cikel. Le pri nekaterih tropskih vrstah, kjer vremenske razmere niso sezonsko izrazito spremenljive, poteka življenjski cikel brez hibernacije in lahko traja več let (Michener in Amir, 1977). V zmernih klimatih imajo vse vrste čmrljev (razen podrodu *Psithyrus*) zelo podoben življenjski cikel. Posamezne vrste se razlikujejo predvsem v časovni dinamiki življenjskega cikla: čas ko prekinejo hibernacijo (Grad in sod., 2010), čas osnovanja kolonije, čas izleganja spolnih osebkov in čas vstopa v hibernacijo (Goodwin, 1995; Schmid-Hempel in Durrer, 1991; Jenič 2003).

Zaradi porasta temperature tal matice proti koncu zime ali spomladi zaključijo hibernacijo (Alford, 1969). Sprva matice iščejo hrano samo zase, podnevi pojedjo velike količine peloda in nektarja, noči pa preživijo skrite v vegetaciji. Velike količine zaužite hrane pripomorejo k hitrejšemu razvoju ovarijev in matica kmalu prične z iskanjem primerne prostora za gnezdo. Gnezditveni prostor se med posameznimi vrstami razlikuje tako glede tipa habitata kot tudi same lege gnezda (Svensson in sod., 2000; Kells in Goulson, 2003). Nekatero vrste vedno gnezdi v zemlji; največkrat v zapuščenih gnezdih malih sesalcev, kjer material v gnezdu uporabijo kot izolacijo. Druge vrste lahko gnezdi v travi, kjer si iz travnih bilk in mahu spletejo gnezdo; lahko pa te vrste prav tako gnezdi v zemlji v opuščeni gnezdih malih sesalcev. Nekatero vrste (*B. pratorum*, *B. hypnorum*) pri izbiri gnezditvenega prostora niso izbirčne, so generalisti, saj zasedajo poleg omenjenih opuščeni gnezd in spletenih gnezd v travi tudi stara ptičja gnezda, gnezda veveric in mnoge prostore, nastale s pomočjo človeka.

Ko matica izbere prostor za gnezdenje, začne z nabiranjem hrane. Nabrani pelod oblikuje v kepico in vanjo odloži prvo serijo jajčec (običajno med 8-16 jajčec), nektar pa spravi v voščeni lonček, ki je nameščen ob pelodni kepici. Matice čmrljev jajčeca ogrevajo in sicer tako, da se z ventralnim delom zadka tiščijo ob kepico peloda, ki jo običajno še dodatno obdajo z voskasto prevleko. Čmrlji so pri ogrevanju zelo učinkoviti, saj temperaturo pelodne kepice z jajčeci vzdržujejo pri temperaturi 30-32 °C, kljub precej hladnejšemu zunanjemu okolju običajnemu za pozno zimo ali zgodnjo pomlad (Heinrich, 1979). Ker sta voščeni lonček z nektarjem in pelodna kepica nameščena skupaj, lahko matica srka nektar, ne da bi vmes prenehala z gretjem jajčec. Matica gnezdo sicer občasno zapusti, da si obnovi zalogo hrane. Po približno štirih dneh se iz jajčec izležejo ličinke, ki se hranijo s pelodom iz kepice, matica pa jih dodatno hrani še z nektarjem. Matica voskasto prevleko okrog peloda (zibko) širi skladno z rastjo ličink (Goulson, 2003). Glede na to, kako ličinke dobivajo hrano, lahko čmrlje vrste delimo v dve skupini. Genetske raziskave kažejo, da je

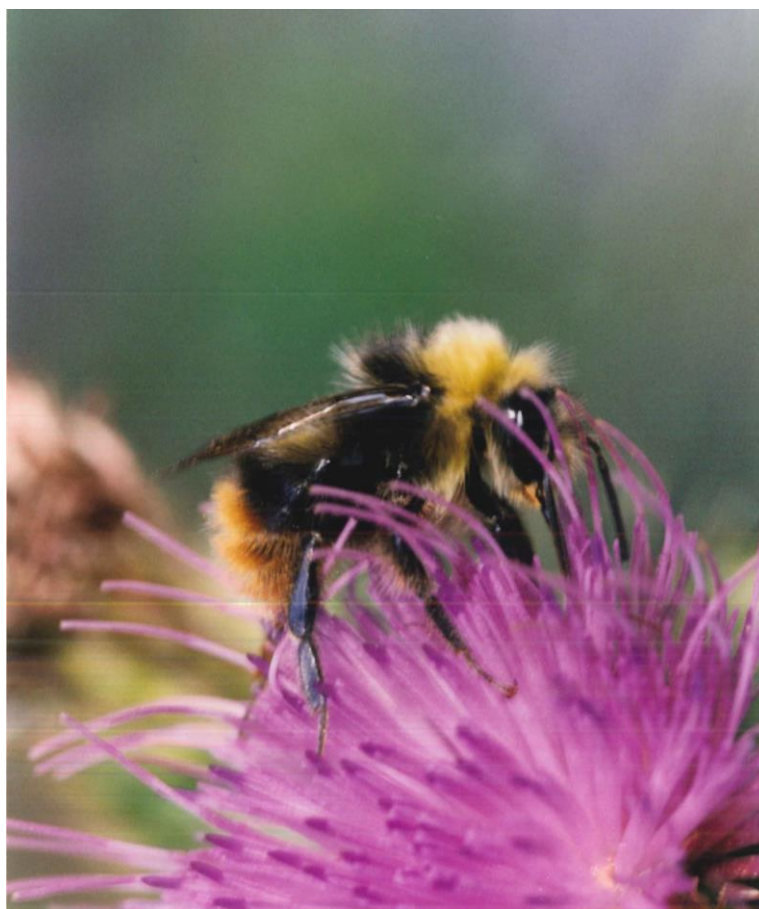
razdelitev v ti skupini deloma ustreza tudi filogeniji tega rodu (Kawakita in sod., 2004). Pri prvi skupini imenovani »žepkarji« (po Grad in sod., 2010) matica in kasneje delavke na spodnji strani voskaste zibke izdelajo en ali dva žepka, kamor shranjujejo pelod. Ličinke se prehranjujejo s pelodom iz žepkov, kasneje pa matica in delavke v voskasto zibko izbljuvajo tudi nektar pomešan s pelodom. Larve žepkarjev se torej razvijajo v skupni kamrici v tesnem stiku. Pri drugi skupini, imenovani »shranjevalci peloda«, pa voskasta zibka kmalu razpade in vsaka ličinka iz voska in svile izdelava svojo, dovolj veliko celico, v kateri ostane vse do zabubljenja. Matica in kasneje tudi delavke hranijo vsako larvo posebej z izbljuvano mešanico nektarja in peloda. Te vrste čmrljev hrano shranjujejo v posebnih voščenih lončkih, kasneje pa tudi v celice že izleglih čmrljev. Pri obeh skupinah čmrljev se po 10-14-ih dneh razvoja ličinke zabubijo in po približno 14-ih dneh se odrasli čmrlji pregrizejo iz svojega kokona, včasih jim pri tem pomaga matica. Kmalu po izvalitvi prvih delavk matica nabiranje hrane popolnoma prepusti delavkam, sama pa ostaja v gnezdu, kjer leže naslednje serije jajčec. Vzdrževanje visoke temperature v gnezdu je kasneje lažje, saj je prisotnih vedno več delavk, ki lahko ogrevajo gnezdo, hkrati pa se dviguje temperatura v okolici. Pri previsokih temperaturah ali pri previsokih koncentracijah ogljikovega dioksida (nad 1,5 %) čmrlji z utripanjem kril ustvarjajo zračni tok in tako prezračujejo gnezdo (Weidenmuller in sod., 2002).

Družina čmrljev se v ugodnih razmerah začne hitro povečevati, saj matica pri večini vrst izleže še nekaj serij jajčec. V nekem trenutku pa pride do preklopa, razvoj delavk v družini je končan, iz izleženih jajčec se začnejo razvijati le še samčki in matice. Kaj sproži preklon družine, da začnejo namesto delavk vzrejati spolne osebke, ni jasno. Celotno družino čmrljev gojimo v identičnih pogojih v laboratoriju, se čas preklopa med njimi močno razlikuje (Beekman in van Stratum, 1998). Preklon morda sproži gostota delavk v gnezdu ali razmerje med delavkami in larvami (Prys-Jones in Corbet, 1991). Velik vpliv na te procese pa imata tudi zaparazitiranost čmrlje družine in razpoložljivost hrane (Schmid-Hempel in Durrer, 1991). Razmerje med izleglimi spolnimi osebki je pri čmrljih čmrljev izrazito v prid samčkom (Bourke, 1997; Beekman, and Van Stratum, 1998). Ko se prične produkcija spolnih osebkov nekatere družine najprej vzrejajo samčke (protoandrija), nekatere pa najprej matice (protoginija) (Beekman in van Stratum, 1998). Obe skupini družin sicer vzrejata oba spola, vendar v drugačnem vrstnem redu in v drugačnem razmerju, a vselej v prid samčkom. Pri protoandričnih družinah je razmerje med samičkami in samčki približno 1:13, medtem ko je pri protoginičnih družinah to razmerje 1:2 (Beekman in van Stratum, 1998). Vzreja mladih matic je energetsko bistveno bolj potratna kot vzreja samčkov (matice so večje, ostajajo v gnezdu tudi po izvalitvi, kjer so pogosto hranijo s hrano v gnezdu). V terenskih raziskavah so ugotovili, da se manjše družine, z manj delavkami in zato manjšimi količinami hrane posvečajo predvsem vzreji samčkov, močne družine pa so protoginične in torej vzrejajo več samičk. Z gojenjem čmrljev v kontroliranih pogojih v laboratoriju povezave med količino hrane in protoginijo/andrijo

niso potrdili. Beekman in van Stratum (1998) pa predvidevata, da gre za mehanizem, ki preprečuje parjenje v sorodstvu.

Samčki takoj po izleganju zapustijo gnezdo in se vanj ne vračajo več (čeprav pri nekaterih vrstah tudi samčki občasno skrbijo za zarod (Cameron, 1985)), medtem ko mlade matice hodijo na pašo in se vsaj pred nočjo vračajo v gnezdo. Hrane pa ne nosijo v gnezdo, ampak jo pojedjo same in si tvorijo maščobne rezerve. Po parjenju mlade matice poiščejo primeren prostor za hibernacijo. Ta se v različnih zemljepisnih širinah razlikuje: tako v subarktičnih krajih matica išče prisojna pobočja, kjer se zemlja dovolj hitro ogreje, saj imajo čmrlji manj časa za svoj življenjski cikel. Nasprotno v zmernih klimatih matica hibernira v osojnih predelih (Alford, 1975), saj bi jo lahko iz hibernacije prebudil kak toplejši sončni dan sredi zime. Matica hibernira v zemlji. Na primernem kraju izkoplje luknjo, ki je običajno globoka le nekaj centimetrov, pri nekaterih vrstah pa lahko tudi do 2 decimetra (Alford, 1975). Ko samčki in mlade matice proti koncu sezone zapuščajo gnezdo, delavke opuščajo skrb za gnezdo in nabiranje hrane, zato gnezdo hitro propade. Na koncu cikla umrejo vse delavke, stara matica in vsi samčki.

Podrod čmrljev (*Psithyrus*) je kleptoparazitski. Vrste tega podrodu imajo prav tako enoletne življenjske cikle, vezan na svojo gostiteljsko vrsto. Vrste iz podrodu *Psithyrus* ne osnujejo gnezda, ampak poiščejo gnezdo drugih vrst čmrljev (posamezne kleptoparazitske vrste čmrljev so specializirane na 1-3 vrste pravih čmrljev), kjer včasih ubijejo matico in prevzamejo njeno vlogo, včasih pa matica ostaja v gnezdu (Küpper in Schwammberger, 1995). Delavke, ki so prisotne v gnezdu, nadaljujejo z nabiranjem hrane in s skrbjo za zarod in gnezdo. Iz izleglih jajčec nove matice pa se razvijajo samo spolni osebki. Tudi nekaj vrst čmrljev, ki ne sodi v podrod *Psithyrus*, je obveznih socialnih parazitov in ima podobno življenjsko strategijo in cikel (Muller, 2006).



Slika 2: Samček vrste *B. pratorum* (foto: A Jenič, 2004)

2.5.1 Delitev vrst po dolžini cikla

Fenologijo čmrljev lahko delimo na dva načina. Glede na to, kdaj dosežejo družine vrh številčnosti, se čmrlji delijo na zgodnje, srednje in pozne (Goodwin, 1995). Glede na dolžino cikla pa se vrste delijo na tiste s kratkim, srednje dolgim in dolgim življenjskim ciklom (Prys-Jones in Corbet, 1991). Ker različne vrste vsaj približno istočasno končajo s hibernacijo (Grad, 2010), so zgodnje vrste, kot sta vrsti *B. hororum* in *B. pratorum*, tudi vrste s kratkim ciklom. Pozne vrste, kot je *B. pascuorum* pa vrh številčnosti dosežejo konec avgusta ali celo septembra, in imajo torej dolg cikel (Prys-Jones in Corbet, 1991; Goodwin, 1995).

2.6 PREHRANA

Čmrlji se prehranjujejo skoraj izključno s pelodom in nektarjem. Občasno čmrlji nabirajo tudi mano: izločke uši, kaparjev in škržatkov, vendar so ti izločki manj pomemben vir hrane (Batra, 1993; Macdonald in Nisbet, 2006). Obstajajo pa celo opažanja, kjer so se čmrlji hranili na iztrebkih (Herrera, 1990). Nektar je v osnovi raztopina sladkorja in vode, pelod oziroma cvetni prah pa je skupek pelodnih zrn, ki so moške gametofite. Nektar čmrljem predstavlja vir energije, pelod pa večini čmrljev predstavlja edini vir proteinov, vsebuje pa tudi nekaj ogljikovih hidratov in maščob (Nicolson, 2011). Pelod je pomemben za razvijajoče se ličinke, matice ga potrebujejo za razvoj ovarijev in tvorbo jajčec, za dokončen razvoj pa ga jedo tudi odrasle, pravkar izležene delavke. Kasneje ga delavke skorajda ne jedo (Michener, 2007). Čmrlji lahko na svojih nabiralnih letih nabirajo samo pelod, samo nektar ali pa oboje. Posamezne delavke v celotnem življenju večinoma nabirajo oboje, le redke se specializirajo na nabiranje nektarja, medtem ko specializacija na nabiranje peloda sploh ni bila opažena (Konzmann in Lunau, 2014). Ali bo delavka na svojem nabiralnem letu nabirala pelod, nektar ali oboje, je odvisno od stanja zaloge in potreb v gnezdu (Kitaoka in Nieh, 2009; Konzmann in Lunau, 2014).

2.6.1 Izbira hranilnih rastlin

Čmrlji v svojem habitatu obiskujejo večino rastlin, ki nudijo nektar in/ali pelod in včasih celo take, ki ne nudijo nagrade (Heinrich, 1979). Večina vrst čmrljev hrano nabira na različnih rastlinskih vrstah (so polilektične), le tri vrste so specializirane na nekaj ozkosorodnih vrst rastlin. Ena takih je vrsta *B. gerstaeckeri*, ki živi tudi v Sloveniji, v Alpah, in se hrani izključno na preobjedah (*Aconitum sp.*).

Izbira cvetov, na katerih čmrlji nabirajo nektar, je zelo odvisna od dolžine jezička čmrljev. V primerjavi z drugimi čebelami imajo čmrlji zelo dolge jezičke, njihova dolžina pa se med vrstami in kastami močno razlikuje. Matica vrste *B. gerstaeckeri* ima jeziček dolg približno 21-23 mm, delavke *B. lucorum* pa 8-9 mm (von Hagen, 2003). Dolžina jezička določa, kako hitro oziroma ali sploh lahko pridejo čmrlji do nektarja v cvetovih z dolgim goltom. Čmrlji z dolgim jezičkom porabijo za take cvetove manj časa, saj jim ni potrebno lesti daleč v notranjost cveta. Na cvetovih s kratkim goltom, kjer je nektar shranjen bližje ustju cveta, pa je lahko dolg jeziček ovira. Na takih cvetovih nektar hitreje srkajo čmrlji s kratkim jezičkom (Heinrich, 1979; Inouye 1980). Čmrlji z dolgim jezičkom zato večinoma nabirajo nektar na cvetovih z dolgim goltom, vrste s kratkim jezičkom pa na cvetovih rastlin, ki imajo kratek golt (Heinrich, 1976; Inouye, 1980; Ranta in Lundberg, 1980; Ranta in sod., 1981). Velike razlike v dolžini jezička so v evoluciji verjetno nastale zaradi zmanjševanja medvrstne kompeticije (Heinrich, 1979). Čmrlji lahko do nektarja pridejo

tudi tako, da v golt cveta zgrizejo luknjico, in skozi njo srkajo nektar. Če luknjico zgrizejo sami govorimo o primarni kraji nektarja, če uporabljajo že narejeno luknjico, govorimo o sekundarni kraji nektarja (Goulson, 2003). Kraja nektarja je bolj pogosta pri vrstah s kratkim jezičkom, čmrlji pa se je lahko hitro priučijo, če so izpostavljeni cvetovom, ki so bili na ta način izpraznjeni (Newman in Thomson, 2005; Leadbeater in Chittka, 2008). Kraja nektarja je morda prav zaradi hitrega učenja občasno zelo razširjena. Stoute in sod. (2000) so v raziskavi na divji populaciji navadne madronščice (*Linaria vulgaris*) našli luknjice na goltu cveta kar na 96 % cvetov. Kraja nektarja je za rastlino načeloma škodljiva, saj se pri obiskovanju cvetov oprasovalci ne dotikajo prašnikov ali pestičev in tako ne pride do oprašitve. Negativen vpliv kraje nektarja na razmnoževanje rastlin ni bil vedno potrjen (Stoute in sod., 2000).

2.6.2 Označevanje cvetov

Čmrlji med nabiranjem hrane na obiskanih cvetovih puščajo dišavna znamenja. Kratkotrajna (hitrohlapna) znamenja, ki jih izločajo iz tarzalnih žlez, imajo odganjalno funkcijo in jih puščajo na izpraznjenih cvetovih. S časom se znamenja razdišijo, zaloga nektarja in peloda v cvetovih pa se počasi obnovi (Goulson in sod., 1998, 2000; Stout in Goulson, 2001). Ta kratkotrajna znamenja domnevno izboljšajo učinkovitost nabiranja, saj čmrljem ni treba iskati hrane v pravkar izpraznjenih cvetovih (Williams, 1998). Čmrlji teh snovi ne izločajo aktivno z namenom označevanja, ampak gre bolj za odtise oziroma sledi, ki jih izločajo nespecifično, kjer pač hodijo (Wilms in Eltz, 2008). Te snovi so sicer vrstno specifične, vendar jih med seboj prepoznajo čmrlji različnih vrst in celo domače čebele. V laboratorijskih poizkusih so ugotovili, da čmrlji na cvetovih lahko puščajo tudi dolgotrajna znamenja. Domnevno imajo funkcijo privabljanja, saj jih čmrlji puščajo na cvetovih, ki izločajo večjo količino hrane (Goulson in sod., 2000; Stout in Goulson, 2001).

2.6.3 Doslednost obiskovanja območij

V posameznem nabiralnem letu čmrlji obišejo stotine cvetov, da naberejo dovolj hrane, s katero se vrnejo v gnezdo. Tako kot ni naključno obiskovanje rastlin, tudi ni naključna pot, na kateri čmrlji nabirajo hrano. Čmrlji se pogosto vračajo na tista mesta, kjer so našli dovolj hrane. Vračajo se celo na iste rastline ali skupine rastlin, ki jih obiskujejo v istem zaporedju – ponavljajo svoje poti (Heinrich, 1979). Ponavljanje poti omogoča nabiralki učenje o tem, kateri cvetovi ali zaplate habitata jih bolj nagradijo in kateri cvetovi so bili pred kratkim spraznjeni (Goulson, 2003). Ponavljajoče poti sicer niso strogo določene in

čmrlji jih lahko spreminjajo in prilagajajo glede na razpoložljivost hrane na tej poti (Thompson in sod., 1987).

Vračanje na isto krpo habitata v različnih nabiralnih letih so opazili v več raziskavah (Osborne in Williams, 2001; Kreyer in sod., 2004; Pawlikowski in sod., 2007). Tako sta Osborne in Williams (2001) skoraj 90 % označenih čmrljev našla na mestih, kjer sta jih tudi označila, pa čeprav so bile krpe travnika majhne in prekinjene le z do 9 m širokim pasom žita. Veliko doslednost pri izbiri istih krp habitata sta ugotovila tudi Walther-Hellwig in Frankl (2000). Tako sta na primer na vzorčnem mestu, ki je bil od gnezda oddaljen 925m, isto delavko vrste *B. lapidarius* opazovala 11 krat v 13 dneh. Navezanost na iste krpe habitata ni posledica tega, da bi posamezne krpe nudile več hrane kot druge, saj se to vedenje pojavlja tudi pri enakomerno razporejeni hrani (Osborne in Williams, 2001). Prednost takega vedenja je verjetno v tem, da dobro pomnjenje okolice (navigacija) in lokacije hranilnih rastlin, omogočata boljši izkoristek časa in energije za nabiranje. Iskanje novih krp habitata je namreč povezano z več tveganji. Čmrlji bi za iskanje novih krp morda porabili veliko energije, novih krp primerne habitata morda sploh ne bi našli, ni izključeno, da se pri iskanju ne bi celo izgubili (Osborne in Williams, 2001). Fragmentacija habitata lahko zmanjša učinkovitost nabiranja, saj v manjših krpah habitata čmrlji morda ne najdejo dovolj hrane, čeprav kot dobri letalci lahko letijo do drugih krp (Osborne in Williams, 2001).

2.6.4 Doslednost obiskovanja cvetov

Čmrlji med svojimi nabiralnimi leti ostajajo na istih krpah habitata, v posameznem letu pa pogosto nabirajo hrano celo na isti rastlinski vrsti. Pojav, ki ga imenujemo doslednost obiskovanja cvetov (»flower constancy«), je pogost pri žuželkah, ki se prehranjujejo s pelodom ali nektarjem. Organizem je dosleden pri obiskovanju rastlin, če se pri nabiranju hrane omeji le na eno ali nekaj rastlinskih vrst, druge vrste pa spregleda, čeprav lahko nudijo enake količine hrane. To vedenje je med raziskovalci vzbudilo veliko zanimanja, saj letenje mimo hrane vsaj sprva deluje kot suboptimalna strategija nabiranja hrane (Goulson, 2003). Darwin je postavil hipotezo, da je taka oblika nabiranja hrane časovno bolj učinkovita, ker se žuželke s ponavljanji naučijo določene tehnike nabiranja hrane. Na cvetovih drugih rastlin bi se mogli naučiti nove tehnike, kar pa je časovno potratno (Goulson, 2003). Raziskave omenjene hipoteze niso potrdile. Napake pri iskanju hrane in izgube časa na cvetovih po zamenjavi hranilne rastline so minimalne (Laverty, 1994). Tudi sposobnost pomnjenja več tehnik nabiranja naj ne bi bila omejitev (Raine in Chittka, 2007). Primerjave čmrljev različnih vrst, ki imajo izraženo različno stopnjo doslednosti obiskovanja rastlin in njihove učinkovitosti nabiranja tudi niso dale jasnih rezultatov o tem, kakšna stopnja doslednosti je bolj učinkovita (Raine in Chittka, 2005). Čmrlji niso tako dosledni pri obiskovanju cvetov kot mnogi drugi opaševalci (Free, 1970; Stout in sod.,

1998), vendar redko zaporedoma obiskujejo cvetove, ki se morfološko močno razlikujejo (Laverty, 1980). Raine in Chittka (2007) sta z analizo starih podatkov ugotovila, da se verjetnost zamenjave rastlinske vrste poveča z časom, ko čmrlj išče nove cvetove. Če delavka najde enak cvet v prvih treh sekundah po tem ko je zapustila prejšnjega, je možnost menjave majhna, kasneje pa se ta verjetnost zelo poveča.

2.6.5 Oddaljenost od gnezda

Sposobnost, kako daleč se čmrlji med nabiranjem hrane lahko oddaljijo od gnezda in vrnejo nazaj, je pomembna lastnost, saj koriščenje bolj oddaljenih virov hrane lahko pomembno vpliva na uspeh posamezne družine in celotne populacije čmrljev (Osborne in sod., 1999). Ta razdalja je pomembna tudi z vidika rastlin in prenosa peloda med različno oddaljenimi rastlinami ali celo med populacijami rastlin (Wolf in Moritz, 2008). V preteklosti je veljalo, da čmrlji hrano nabirajo čim bližje svojega gnezda in na ta način varčujejo z energijo in časom. V številnih raziskavah v zadnjih letih pa so ugotovili, da med vrstami obstajajo velike razlike in da lahko vsaj nekatere vrste hrano nabirajo celo na več kilometrov oddaljenih rastlinah. Ugotovitve Dramstad in sod. (2003) in Kreyer in sod. (2004) celo kažejo, da nekatere vrste čmrljev raje nabirajo hrano na rastlinah, ki ne rastejo v neposredni bližini gnezda. Največjo oddaljenost od gnezda, ki jo čmrlji preletijo pri nabiranju hrane, je težko določiti. Pri klasičnih raziskavah z označevanjem čmrljev je zelo oddaljene čmrlje težko najti, saj se površina, ki jo je treba pregledati, povečuje s kvadratom oddaljenosti od gnezda. Raziskave s telemetrijskimi oznakami pa lahko zaradi svoje teže spremenijo vedenje čmrljev (Hagen in sod., 2011). Kako daleč se čmrlji oddaljijo od gnezda je odvisno tudi od oddaljenosti razpoložljivih virov hrane, ta pa se v sezoni pogosto spreminja. Verjetno so prav zaradi različne oddaljenosti virov hrane, rezultati različnih raziskav precej razlikujejo. Tako so za vrsto *B. terrestris* ugotovili, da večina delavk hrano nabira v oddaljenosti približno 1500 m od gnezda (Walther-Hellwig in Frankl, 2000; Osborne in sod., 2008), vrsta *B. lapidarius* nabira hrano v oddaljenosti 1000 - 1500 m od gnezda (Walther-Hellwig in Frankl, 2000), vrsta *B. muscorum* pa se od gnezda oddalji do 650 m (Walther-Hellwig in Frankl, 2000). Darwill in sod. (2004) in Knight in sod. (2005) so z genetskimi metodami v kmetijsko intenzivni krajini ugotovili manjše maksimalne razdalje. Po njihovih raziskavah se čmrlji *B. terrestris* le redko oddaljujejo več kot 600 m od gnezda (Darwill in sod., 2004) oziroma 758 m (Knight in sod., 2005). Delavke vrste *B. pascuorum* večinoma ostajajo v oddaljenosti do 300 m (Darwill in sod., 2004), oziroma do 449 m (Knight in sod., 2005). S podobnimi raziskavami, a v drugačnem okolju, so Chapman in sod. (2003) ugotovili, da je bila največja oddaljenost delavk *B. terrestris* od gnezda kar 3900 m. Ugotovitvi, da čmrlji neradi nabirajo hrano v bližini gnezda (Kreyer in sod., 2004; Dramstad in sod., 2003), ugovarjata Wolf in Moritz (2008), ki sta nasprotno opazila, da večina delavk *B. terrestris* ostaja v bližini gnezda, saj je kar 62,5 % vseh delavk hrano nabiralo v oddaljenosti do 200 metrov od gnezda. Goulson in Stout (2001) sta

delavke vrste *B. terrestris* prepeljala na različne oddaljenosti od njihovega gnezda in največja razdalja s katere se je delavka vrnila v gnezdo, je znašala kar 9,8 km. Čeprav se ugotovljene oddaljenosti delavk od gnezda med nabiranjem hrane v različnih raziskavah precej razlikujejo, kažejo na različne strategije čmrljev pri nabiranju hrane. Delavke *B. terrestris* so se v vseh raziskavah od gnezda oddaljevala najdlje. Ta vrsta ima velike družine in delavke raje poiščejo bolj bogato pašo, četudi je precej bolj oddaljena. *B. pascuorum* ne išče tako bogate paše in se zadovolji z bolj razpršeno hrano ter zato pogosteje nabira hrano v bližini gnezda. Mnogo raziskav je še treba opraviti, da bi razumeli, kaj vse vpliva na to, kako daleč se posamezne vrste oddaljijo od gnezda med nabiranjem hrane (Goulson in Stout, 2001).

2.6.6 Soobstoj več vrst

Različne vrste čmrljev so si ekološko in morfološko precej podobne (Ranta in Vepsäläinen, 1981; Michener, 2007). Združbo čmrljev na enem območju pa lahko predstavlja celo do 28 vrst čmrljev (Iserbyt in Rasmont, 2012), zato so kompeticija med čmrlji, njihova ekološka niša in delitev virov zanimale in pritegnile mnoge raziskovalce. Najpogostejša morfološka razlika med posameznimi vrstami, ki jo navajajo raziskovalci, je dolžina jezička. Od dolžine jezička je tudi odvisen izbor cvetov, na katerih čmrlji nabirajo hrano. Pyke (1982) je predpostavil, da lahko združbo čmrljev predstavljajo največ 4 vrste z različno dolžino jezička. Vrsta s kratkim, s srednje dolgim in vrsta z dolgim jezičkom ter še ena vrsta, ki do nektarja pride s »krajom«. Njegova predvidevanja so se skladala s preučevanimi združbami v Severni Ameriki. V srednji in severni Evropi združbo čmrljev običajno sestavlja 6 – 11 vrst (Ranta in Vepsäläinen, 1981). Večina teh vrst ima zelo podobno dolg (kratek) jeziček, kar je verjetno posledica tega, da so cvetovi s kratkim goltom pogostejši (Ranta, 1984). Različne raziskave niso mogle pokazati povezave med dolžino jezička posameznih vrst in vrstno sestavo čmrlje združbe (Ranta 1982, 1984; Ranta in Vepsäläinen, 1981; Williams, 1985). Ranta in Vepsäläinen (1981) sta predvidela da mozaičnost (časovna in prostorska spremenljivost) virov hrane omogoča soobstoj večjega števila vrst, saj se v takem okolju kompetitivna prednost posameznih vrst spreminja. Dolžina jezička je verjetno pomemben dejavnik pri zmanjševanju kompeticije med vrstami, prav gotovo pa ni edini dejavnik, ki vpliva na soobstoj velikega števila vrst (Goulson, 2003). V zadnjem času so Westphal in sod. (2006) predlagali, da je treba na soobstoj večjega števila vrst čmrljev gledati širše in ne le na lokalnem nivoju. Čmrlji imajo namreč različne vzorce izkoriščanja bolj oddaljenih virov hrane, kar po mnenju avtorjev bolje razloži velike lokalne pestrosti.

2.7 OGROŽENOST

O zmanjševanju populacij, pestrosti in lokalnih izginjanjih čmrljev poročajo iz več držav zahodne Evrope (Williams, 1982; Rasmont in sod., 2005; Goulson in sod., 2008; Fitzpatrick in sod., 2007, Kosior in sod., 2007), srednje Evrope (Sárospataki in sod., 2005; Kosior in sod., 2007; 2008), iz severne Amerike (Grixti in sod., 2009; Cameron in sod., 2011) in celo iz Južne Amerike (Martins in Melo, 2009). Ocene o zmanjševanju pestrosti v zadnjih desetletjih prihajajo pravzaprav od povsod, kjer imajo dovolj starih podatkov za primerjavo. V enajstih državah srednje in zahodne Evrope je tako zabeleženo že 16 izginotij posameznih vrst ali podvrst (Kosior in sod., 2007). Na Britanskem otočju so od 25 evidentiranih vrst, tri vrste čmrljev že izumrle, osmim vrstam pa se je areal kritično zmanjšal (Goulson, 2003).

Večina avtorjev (npr. Goulson in sod., 2005, Williams in Osborne, 2009, Grixti in sod., 2009) se strinja, da so glavni vzrok izginjanja čmrljev spremembe v načinu kmetovanja. Intenzifikacija kmetijstva, ki se je začela predvsem po drugi svetovni vojni, je imela vrsto negativnih vplivov na čmrlje. Cenejša gnojila, nove hitro rastoče rastlinske sorte in velika kmetijska mehanizacija so omogočili prehod iz vrstno pestrih ekstenzivno gojenih travnikov v monokulture trav, pogosto košenih za silažo. Povečana in pogostejša uporaba gnojil zmanjšuje pestrost rastlin na travnikih (Gough in sod., 2000) ter omogoča opuščanje klasičnega kolobarjenja, kjer je eno leto na obdelovalni površini namenjeno metuljnicam. Prav metuljnice pa predstavljajo enega najpomembnejših virov hrane čmrljem (Goulson in Darvill, 2004; Ahrne in sod., 2009). Obenem se je povečala poraba pesticidov, predvsem insekticidov. Škropljenje s pesticidi se zaradi zmanjševanja učinka na domače čebele pogosto izvaja zvečer ali zelo zgodaj zjutraj, ko so čebele manj aktivne. Toda pogosto so prav takrat najbolj aktivni čmrlji (Goulson in sod., 2008). Z večanjem in združevanjem posameznih obdelovalnih površin so izginile mejice in posamezne zaplate neobdelane površine, kjer so čmrlji našli hrano v času po košnji travnikov. Predvsem pa na teh površinah čmrlji najdejo primerne gnezditvene pogoje, ki so tudi lahko omejujoč dejavnik zanje (McFrederick in Lebuhn 2006). Zaradi vseh omenjenih sprememb v načinu kmetovanja in zaradi urbanizacije so se populacije čmrljev zmanjšale in razdrobile, razdalja med posameznimi populacijami pa se je povečala (Goulson in sod., 2008). Manjše populacije so še posebno izpostavljene lokalnim izginjanjem, toda če so del metapopulacije, se lahko lokalna izginjanja nadomestijo z novimi kolonizacijami (Hanski in Simberloff, 1997). Če je fragmentacija prevelika in so posamezne populacije majhne in povsem izolirane, je lahko parjenje v sorodstvu pomemben dejavnik izginjanja. Čmrlji so še posebno občutljivi na fragmentacijo habitata (Goulson in sod., 2008). Ker so socialni organizmi, je lahko kljub navidezni veliki količini čmrljev dejansko število spolnih osebkov majhno. Poleg tega se matice večine vrst čmrljev parijo le z enim samcem, samci pa se lahko parijo z več samicami (Schmid-Hempel R. in Schmid-Hempel P., 2000), kar dodatno prispeva k manjši pestrosti prenesenih genov. Kožekrilci imajo haplodiploidni

sistem določanja spola. Osebkki, ki so na lokusih, ki določajo spol heterozigotni se razvijejo v samice, tisti ki pa so homozigotni ali hemizigotni pa se razvijejo v samce. Toda diploidni (homozigotni) samci so praviloma sterilni, čeprav obstajajo tudi posamične najdbe triploidnih osebkov, ki so verjetno potomci diploidnih očetov (Ayabe in sod., 2004). Polovica vseh diploidnih potomcev matice in samca, ki nosi enak alel za določitev spola se bo tako namesto v delavke razvilo v sterilne samce (Goulson in sod., 2008). Diploidni samci so dober pokazatelj parjenja v sorodstvu, večkrat so bili najdeni pri gojenih čmrljih, našli pa so jih tudi v manjših populacijah redkih vrst (Ellis in sod., 2006; Darwil in sod., 2006).

Čmrlje ogrožajo tudi alohtone vrste in podvrste drugih čmrljev ter domače čebele. Uvoženi čmrlji, ki se uporabljajo za oprашevanje, iz rastlinjakov pogosto zbežijo in pridejo v stik z avtohtonimi čmrlji. Grožnjo predstavljajo predvsem zaradi parazitov, ki jih nosijo (predvsem pršice, nematodi in protozojski zajedavci) (Schmid-Hempel in sod., 2014; Goulson, 2010), zaradi kompeticije z avtohtonimi čmrlji (Ings in sod., 2006, Inoue in sod., 2008), zaradi parjenja z avtohtonimi čmrlji (Goulson, 2010). Grožnjo za okolje pa alohtone vrste čmrljev predstavljajo tudi zaradi oprășevanja alohtonih rastlinskih vrst (Dafni in sod., 2010).

Izginjanju čmrljev je treba nameniti še prav posebno pozornost, saj so kot najpomembnejši oprășevalci mnogih rastlin izredno pomembni v delovanju ekosistema. Že Darwin leta 1895 (Darwin, 2008) ugotavlja, da bi v Angliji verjetno izginile vijolice in črna detelja, če bi izumrli čmrlji. Zmanjšana številčnost in izginjanje posameznih vrst bi skoraj zagotovo imeli velike posledice tudi na druge vrste; sprva predvsem na rastlinske združbe, posledično pa tudi na živalske združbe (Goulson in sod., 2005). O prehrani čmrljev, oprășevanju, strategiji obiskovanja in izbire cvetov ter premikih med krpami habitata je bilo narejenih že veliko raziskav (npr: Saville in sod., 1997; Barron, 1998; Walther-Hellwig in Frankl, 2000; Irwin in Maloof, 2002; Dramstad in sod., 2003; Hirsch in sod., 2003; Goulson in Darvill, 2004). Čmrlji so za mnoge rastline najpomembnejši oprășevalci, vendar so le redke rastline prilagojene samo na oprășevanje s čmrlji. Zaradi velike prepletenosti oprășevalcev in rastlin in majhne specializacije obojih, je vpliv čmrljev na posamezno rastlinsko vrsto ali celotno združbo zelo težko oceniti (Heinrich, 1979). Memmott in sod. (2004) so iz vzorčnih površin odstranjevali različne skupine oprășevalcev in tako preučevali njihov vpliv na rastlinske združbe. Ugotovili so, da prav izginjanje oprășevalskih generalistov predstavlja največjo nevarnost za pestrost rastlinskih združb.

Kljub izginjanju velikega števila vrst pa v večini Evrope šest vrst ostaja splošno razširjenih in pogostih (*B. terrestris*, *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. pratorum*, *B. hortorum* in *B. lapidarius*). Zakaj te vrste niso tako prizadete zaradi fragmentacije in uničenja habitata, ni jasno. Vrste, ki izginjajo so večinoma iz skupine žepkarjev, imajo dolg jeziček, in družino osnujejo kasneje v sezoni. Te vrste so prav tako bolj vezane na nižinske travnate habitate in manj na gorska območja (Goulson in Darvill, 2004; Williams, 2005; Goulson in sod.,

2008), prav nižinske travnate površine pa so se v zadnjih letih najbolj spremenile. Goulson in sod. (2004) so ocenili, da so pogoste vrste prehranski generalisti, ki hrano nabirajo tudi na mnogih alohtonih vrstah in izkoriščajo obilne vire na poljih, njivah in vrtovih. Izginjajoče vrste so bolj specializirane na manjše število rastlinskih vrst, predvsem iz družine metuljnic. Williams (2005) pa predvideva, da so izginjajoče vrste bolj specializirane na tip habitata kot na rastline.

2.8 ČMRLJI V GOZDNI KRAJINI

Čmrlji so zelo dobro raziskani na modernih kmetijskih območjih v zahodni Evropi, ZDA in na Japonskem (Goulson, 2011). To so območja obsežnih intenzivno gojenih travnikov, polja monokultur, ki jih ločujejo redke mejice, pas vegetacije ob cestah in redke posamezne zaplate gozda. Zelo malo pa pravzaprav vemo o razširjenosti in ekologiji čmrljev v njihovem naravnem okolju, pa naj gre za odprte travnate površine (stepe) ali gozdove. Čeprav nekatere vrste čmrljev veljajo za gozdne (hyofilne) organizme, so čmrlji tradicionalno obravnavani kot tipični travniški organizmi (Carvell, 2002; Williams, 1988) in le redke raziskave obravnavajo gozd kot vsaj potencialno življenjsko okolje (npr. LeBuhn in Fenter, 2008; Diaz-Forero in sod., 2011; Kreyer, 2004). V raziskavah čmrljev, kjer je v raziskovalno površino vključen tudi gozd, so različni avtorji (Svensson in sod., 2000; Osborne in Williams, 2001; Croxton in sod., 2002; Kells in Goulson, 2003) obravnavali večinoma gozdni rob ali manjše zaplate gozda med intenzivno upravljanimi kmetijskimi površinami. V takih območjih čmrljem gozd predstavlja pomemben prostor, kjer najdejo primerne razmere za gnezdenje in hrano v času, ko je na kmetijskih površinah zmanjka (košnja, žetev) (Diaz-Forero in sod., 2011; Bäckman in Tiainen, 2002). Raziskav čmrljev v strnjem gozdu, ki je vsaj v Evropi njihov primarni habitat, skorajda ni (Goulson ustno, 2014). Diaz-Forero in sod. (2013) so ugotovili, da je delež gozdov v okolici raziskovanih površin pomemben faktor za sestavo čmrlje združbe. Vrstna pestrost je bila v negativni korelaciji z deležem gozdov v okolici, prav tako negativen vpliv ima tudi prisotnost gozdov v mlajših sukcesivnih fazah. Avtorji ugotavljajo, da čmrljem, ki izbirajo odprto krajino in imajo daljše razdalje nabiranja hrane, lahko gozd predstavlja oviro pri potovanju do hrane. Nekatere vrste pa v gozdu morda ne najdejo primernih gnezditvenih razmer (Diaz-Forero in sod., 2013). Prisotnost gozda pa ne deluje negativno na vse vrste čmrljev. Za vrste *B. pascuormu*, *B. pratorum*, *B. schrenki*, *B. bohemicus* in *B. norvegicus* so ugotovili, da je njihova abundanca v pozitivni korelaciji z deležem gozda in deležem gozdnega roba (Diaz-Forero in sod. 2013). V drugi raziskavi, v Kaliforniji, kjer so primerjali, ali okoliški habitati vplivajo na vrstno pestrost ali abundanco, niso našli razlik med travniki, obdanimi z naravnimi hrastovimi gozdovi in tistimi, kjer je namesto gozdov zasajena vinska trta (LeBuhn in Fenter, 2008). Za vrsto *B. muscorum* Diekotter in sod. (2006) ugotavljajo, da se izogiba gozdovom in raje izbira odprto pokrajino.

Preferenco čmrljev do gozda lahko ugotavljamo tudi z izbiro gnezditvenega prostora matice. V raziskavah na območju, kjer se izmenjujejo površine namenjene intenzivnemu kmetijstvu in zaplate gozda so ugotovili, da matice *B. lapidarius* in *B. sylvarum* celo med iskanjem gnezda favorizirajo odprta območja, medtem ko nekatere druge vrste (npr. *B. pascuorum*, *B. lucorum*, *B. pratorum*) raje gnezdijo ob robu gozda (Svensson in sod., 2000; Kells in Goulson, 2003).

3 MATERIAL IN METODE

3.1 VZORČENO OBMOČJE

Vzorčenje čmrljev sem izvajal v letu 2004 na približno 100 km² velikem območju, ki ga sestavljajo planotasta hribovja: Goteniška gora, Velika gora in Travna gora (Slika 3). Ta hribovja potekajo v značilni smeri severozahod-jugovzhod. Vzorčno območje je omejeno z naselji Ribnica, Grčarice, Draga, Loški potok in Sodražica. Območje je večinoma prekrito z gozdom, stalnega prebivalstva pa skorajda ni. Stalno je naseljena le kmetija v Jelenovovem Žlebu. Slemeni Velike gore in Goteniške gore v celoti potekata na nadmorski višini nad 1000 m, najvišje točke na območju pa so: Goteniški Snežnik (1290 m), Rezinjski vrh (1254 m) in Sušni vrh (1231 m). Potočnik (2006), je na približno istem, le malo večjem območju izračunal, da se približno polovica območja nahaja na nadmorski višini med 760 in 1000 m nadmorske višine. Približno enakovredno pa so zastopane ravnine z do 9 % naklona, strmine med 9 – 31 % naklona in večje strmine.

Celotno območje je kraško, večinoma ga sestavljajo mezozojski apnenci in dolomiti in je brez površinske vode. Podnebje območja spada v interferenčni podnebni tip (osnovni tip visokega dinarskega gorstva), ki se je izoblikoval pod vplivom Mediterana, celine in Atlantika. Zanj je značilen dotok toplih vlažnih mas iz Sredozemlja, ki se ob dvigovanju v gorah ohladijo in povzročajo padavine ter njihov izrazit jesenski maksimum (Gozdnogospodarski načrt..., 2012). V vzorčenem območju ni meteorološke merilne postaje, najbližji padavinski meteorološki postaji sta v Grčaricah in v vasi Hrib-Loški potok, ki ležita na zahodni in vzhodni meji vzorčenega območja. Padavinska postaja v Grčaricah leži na 520 m nadmorske višine (Nadbath, 2008). Izmerjena povprečna količina padavin za obdobje 1961–1990 je 1550 mm na leto. Letno povprečje za kasnejše obdobje (1991–2007) je malce nižje; 1510 mm. Največ padavin je v Grčaricah novembra, s povprečjem 180 mm; januar in februar pa veljata za najbolj suha, njuno povprečje je 97 in 99 mm. V obdobju 1961–2007 je snežna odeja vztrajala povprečno 78 dni na leto, prvi mesec s snežno odejo je običajno oktober, zadnji pa april, le poredko vztraja snežna odeja tudi še maja (Nadbath, 2008). Najbližja meteorološka postaja, kjer merijo tudi temperaturo je v Kočevju na 467 m nadmorske višine. Tu povprečna letna temperatura znaša 8,8 °C (v obdobju 1981 – 2010), v istem obdobju je najhladnejše januarja, ko povprečna temperatura znaša -1,0 °C. Najtopleje je v Kočevju julija, takrat je povprečna julijska temperatura 18,7 °C (Nadbath, 2015).

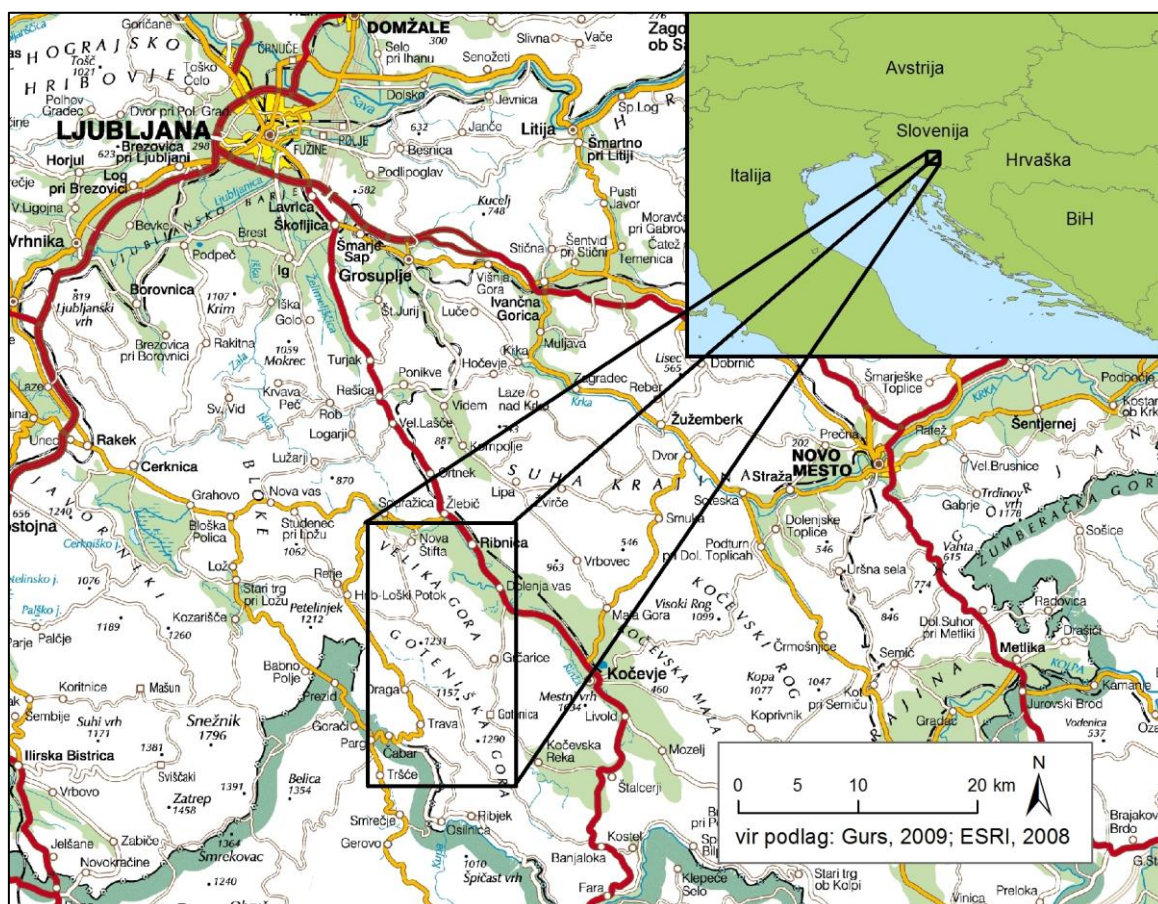
Območje leži v fitogeografskem območju ilirske florne province, kjer se mešajo srednjeevropski in jugovzhodnoevropski ilirski florni elementi. Wraber (1969) območje uvršča v dinarsko fitogeografsko območje, za katerega sta značilni združbi dinarsko jelovo-bukovje (*Omphalodo-Fagetum*) (= *Abieti-Fagetum dinaricum*) in *Aceri-Fagetum*

dinaricum. Dinarsko jelovo-bukovje porašča kraške grebene in planote na nadmorski višini od 500 do 1.200 m. Značilnost združbe je njena široka ekološka amplituda, ki dovoljuje prilagajanje mnogim rastiščnim razlikam (Puncer, 1980), značilne vrste združbe so: jelka (*Abies alba*), spomladanska torilnica (*Omphalodes verna*), trilstna penuša (*Cardamine trifolia*), kranjska krhlika (*Rhamnus fallax*), velecvetni čober (*Calamintha grandiflora*), navadni strček (*Aremonia agrimonoides*), gozdni planinšček (*Homogyne sylvestris*), goli lepen (*Adenostyles glabra*) in vretenčasti salamonov pečat (*Polygonatum verticillatum*) (Mršič, 1997).

Na pas dinarskega jelovo bukovega gozda se navzgor navezuje bukovje z javorjem (Aceri-Fagetum), še višje pa Dinarsko zgornjegorsko bukovje s platanolistno zlatico (Adenostylo glabrae-Fagetum praealpino-dinaricum). V pasu jelovo-bukovega gozda se pojavljajo tudi gozdne združbe, ki poraščajo manjša, aconalna območja. Na skalnih apnenčastih blokkih se pojavlja dinarsko jelovje na skalovju (Neckero-Abietum), po globokih vrtačah in kraških udorih na skalovitih svežih do vlažnih tleh gozd plemenitih listavcev – veliko jesenovje (Aceri-Fraxinetum), v nekaterih udornih jamah - koliševkah pa smrekovja na karbonatnem skalovju (Asplenio-Piceetum) in dinarsko mraziščno smrekovje (Piceetum subalpinum dinaricum) (Gozdnogospodarski načrt..., 2012).

Gozdovi na vzorčenem območju so gospodarsko izkoriščani. V gozdno gospodarski enoti Grčarice, ki zajema večji del vzorčenega območja je 70,8 % gozdov v zasebni lasti, 28,7 % je državnih gozdov in 0,5 % je v lasti pravnih oseb (Pravilnik o gozdnogospodarskem..., 2007). Gozdne ceste in gozdne vlake so relativno pogoste; v isti gozdno gospodarski enoti je povprečna gostota gozdnih cest 2,19 km/km², povprečna gostota gozdnih vlak pa 13,7 km/km². Presvetlitve pred zaraščanjem vzdržujejo kmetje ali lovci s košnjo ali pa s pašo govedi.

Po podatkih Digitalne Vektorske karte gozdnih sestojev v Sloveniji Zavoda za gozdove iz leta 2012, je vzorčeno območje v veliki večini pokrito z gozdovi (94,8 %). Ker na območju ni polj in njiv, negozdne površine (5,2 %) skoraj izključno predstavljajo gozdne jase. Gozdne ceste niso kartirane posebej in so vključene v druge površine. V gozdu sta približno tretjinsko zastopani razvojni fazi debeljak in posamično do šopasto raznomerni sestoj, približno četrtino je tipično prebiralnega gozda. Mlajših razvojnih faz (mladovje in pionirski gozd z grmišči) je zelo malo (približno 2%).



Slika 3: Vzorčeno območje (kartografija: A. Jenič, 2015)

3.2 VZORČENJE

Čmrlji lahko letijo celo v dežju in pri temperaturah okoli 0 °C (Heinrich, 1979), najbolj aktivni pa so v suhem vremenu, pri temperaturah nad 10 °C in v brezvetrju (Teras, 1976; Jansson, 2006; Bevk, 2007; Grad, 2013). Čmrljev zato nisem spremljal med dežjem in še približno uro po dežju, prav tako sem prenehal z vzorčenjem, če je temperatura zraka padla pod 10 °C. Različne vrste čmrljev so tekom dneva različno nabiralno aktivne (Grad, 2013; Bevk, 2007). Pri nekaterih vrstah (npr. *B. hypnorum*) začnejo prve delavke izletavati iz gnezda že zelo zgodaj, pred peto uro zjutraj (Grad, 2013), medtem ko pri vrsti *B. humilis* delavke intenzivneje letajo na pašo šele sredi dopoldneva (Bevk, 2007). Čas vzorčenja sem prilagodil sezoni, vedno pa sem vzorčil po 9 uri zjutraj in pred 18 uro. Le v zgodnjem poletju sem vzorčil tudi kasneje, do 19 ure. Vrste čmrljev sem na terenu ločil glede na njihov barvni vzorec. Nekatere vrste čmrljev, predvsem manjše delavke imajo tako podobne barvne vzorce, da jih je na terenu izredno težko ločiti med seboj. V podobnih terenskih raziskavah se podobne vrste čmrljev pogosto obravnava skupaj npr: vrsti *B. lucorum* in *B. terrestris* ter vrsti *B. lapidarius* in *B. ruderarius* (npr: Teras 1976; Goulson in Darvill, 2004; Heintz, 2013; Jenič, 2003). V času vzorčenja sem nekatere osebkje ujel z

metuljnico in mrtve pregledal pod lupo. Pri vrstah, kjer je zamenjava s podobno vrsto največja, (npr: med vrstama *B. terrestris* in *B. lucorum*), sem ulovil po nekaj delavk na različnih lokacijah. Vse lahko zamenljive delavke so pripadale le eni vrsti. Samčke teh vrst je običajno precej lažje ločiti kot delavke. Ko so se v drugem delu sezone pojavili tudi samčki, še vedno nisem opazil druge vrste, s katero bi lahko prišlo do zamenjave. V drugem delu sezone zato delavk lahko zamenljivih čmrljev nisem lovil, saj sem ocenil, da je na celotnem vzorčnem območju prisotna le ena vrsta iz podobnega para. Pri samčkih iz podrodu *Psithyrus*, sem sprva ocenil, da lahko posamezne vrste na terenu dovolj dobro ločim med seboj. Kasneje sem med določanjem vzorca samčkov ugotovil, da so vrste *B. bohemicus*, *B. sylvestris* in *B. campestris* med seboj glede barvnega vzorca preveč podobne, znotraj vrste pa tudi močno variabilne. Njihovo določanje na terenu je bilo prezahtevno in zato sem jih v analizah združil, čeprav imam iz posameznih lokacij relativno dobro sliko o abundanci posameznih vrst.

Pri večini objavljenih terenskih raziskav čmrljev vzorčenje poteka po eni izmed variacij transektne metode (npr: Dramstad in Fry, 1995; Kells in sod., 2001; Kells in Goulson, 2003; Cartar, 2005; Crowther in sod., 2014). Vendar veliko teh raziskav poteka na območjih, ki so kmetijsko intenzivno obdelana in se za čmrlje primeren habitat pojavlja predvsem v pasovih, npr. mejice ali pas neobdelane zemlje ob cesti. Na habitatih drugačnega oblika je morda bolj primerno vzorčenje omejeno s časom in/ali površino (Carvell in sod., 2002; Goulson in Darvill, 2004).

Določitev vrst čmrljev temelji na določevalnih ključih Amiet (1996) in Mauss (1994). Rastline in njihovo življenjsko dobo sem določal s pomočjo Male flore Slovenije (Martinčič in sod., 1999).

Čmrlje sem spremljal na dva načina skozi večji del njihove sezone: od maja do oktobra. Redno sem spremljal stanje na vnaprej izbranih gozdnih jasah, hkrati pa sem obiskoval tudi naključno izbrana mesta znotraj celotnega območja. Vzorce stalnih mest sem običajno izvedel v dveh zaporednih dneh, pri tem pa sem spreminjal vrstni red po katerem sem obiskoval posamezna vzorčna mesta in na ta način ista mesta vzorčil v različnih urah. Vrstni red vzorčenj naključnih vzorčnih mest sem izbral tako, da sem lahko opravil čimveč vzorčenj v čim krajšem času.

Vzorčenje na stalnih vzročnih mestih – gozdnih jasah

Znotraj vzorčnega območja sem si izbral 17 gozdnih jas, eno mesto pa sem za primerjavo izbral izven strnjene območja gozdov na ekstenzivnem travniku. Izbrane gozdne jase imajo zelo različno površino; od 840 do 453.000 m², njihov nastanek in vzdrževanje sta različna. Nekatere vzdržujejo kmetje s košnjo ali pašo govedi, druge vzdržujejo lovci, nekatera vzorčna mesta so bila na posekah, ki se bodo verjetno kmalu zarasle z drevjem. Na teh stalnih 18-ih izbranih lokacijah sem čmrlje vzorčil osemkrat od začetka maja do

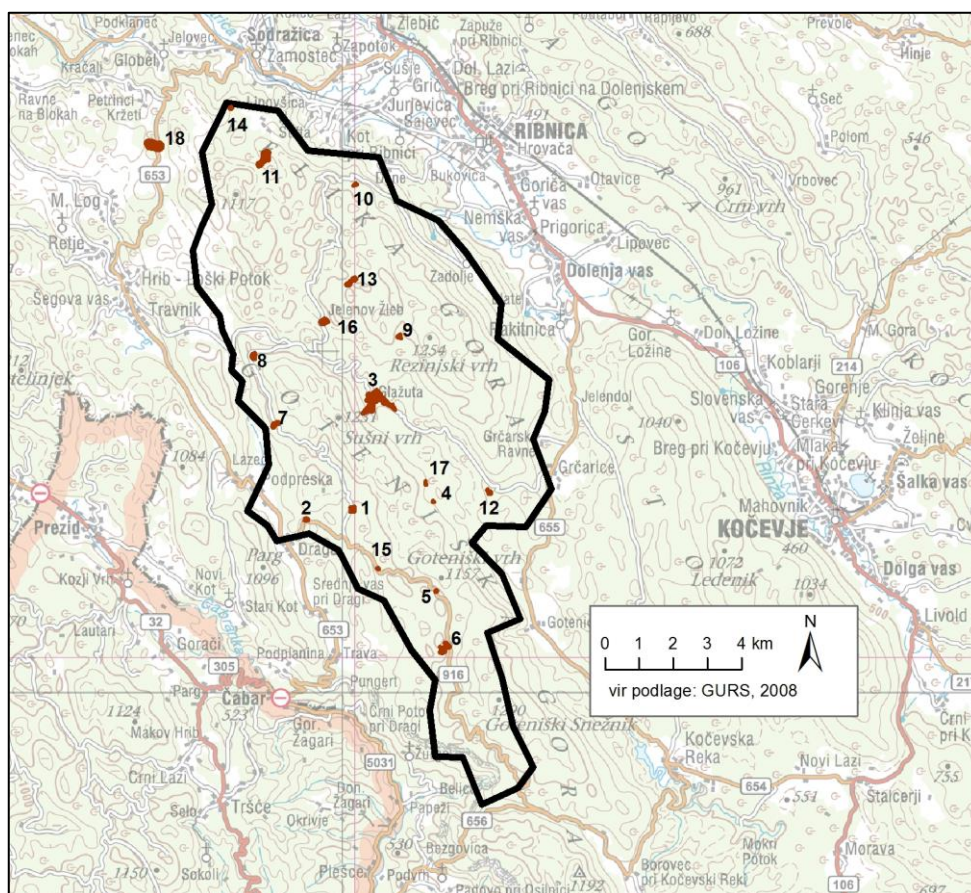
konca septembra, pogosteje v začetku sezone. Posamezno vzorčenje je bilo omejeno na 30 minut, v tem času pa sem počasi hodil po jasi in iskal čmrlje. Pri manjših jasih sem v tem času običajno pregledal celotno njihovo površino, pri večjih jasih pa sem se osredotočil predvsem na predele s cvetočimi žužkocvetkami. Za vsakega opaženega čmrlja sem si zapisal njegovo vrsto, spol, kasto, rastlinsko vrsto, na kateri je iskal hrano in morebitne posebnosti. Obenem sem popisal tudi žužkocvetne vrste rastlin, ki so v času vzorčenja cvetele.

Preglednica 1: Seznam stalnih vzorčenih mest, njihova površina in koordinate centroida (v Gaus-Krugerjevem koordinatnem sistemu)

Vzorčno mesto	površina (m ²)	X	Y	št.
Travna gora	453000	65649	472709	11
Glažuta	173000	58530	475967	3
Medvedjak	34250	51283	477998	6
Jelenov žleb	22060	60863	474460	16
Keln laz	16370	55355	475302	1
Šterčen studenec	8880	57841	473027	7
Grečice	7200	55865	479309	12
Sovja stena	4020	52970	477758	5
Adamov laz	3580	64881	475379	10
Pri luži	3120	55057	473944	2
Glavica	2150	62037	475260	13
Sušljak	2050	59905	472359	8
Lazi	2020	67119	471724	14
Korita	1110	60431	476667	9
Pri treh lužah	1050	56013	477366	17
Perhajnska koča	1010	55587	477669	4
Na diha	840	53617	476047	15
Brllog*	-	66031	469472	18

* ekstenzivni travnik, je del večjega travniškega območja

št. – zaporedna številka vzorčnega mesta označena na zemljevidu (Slika 4).

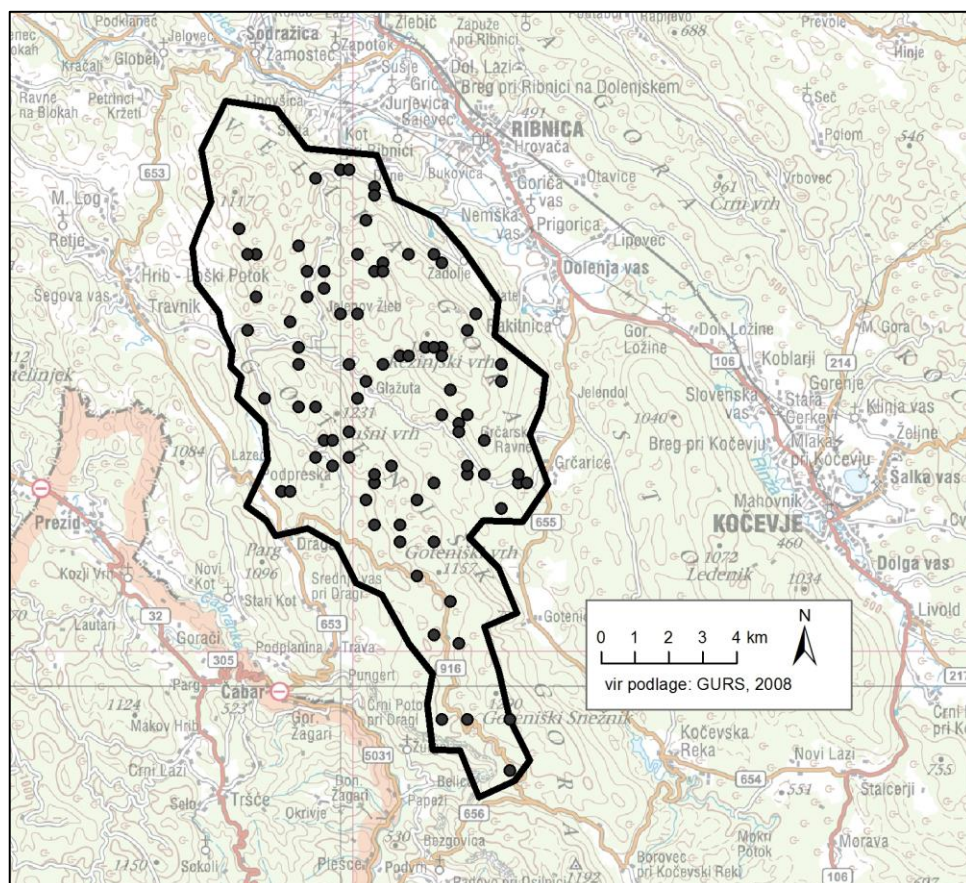


Slika 4: Prikaz lokacije vzorčenega območja in stalnih vzorčnih mest (kartografija: A. Jenič, 2015)

Vzorčenje na naključno izbranih točkah

Čmrlje sem v gozdu iskal tudi na naključno izbranih mestih. Območje vzorčenja sem razdelil na kvadrate velike 250 x 250 m in oštevilčil njihove kote. Z računalniškim programom MS Excel 97' (funkcija RANDBETWEEN) sem izbral 100 naključnih mest znotraj raziskovanega območja. Koordinate naključnih mest sem vnesel v GPS napravo (Garmin GPS 12, Garmin Corporation) in na terenu poiskal izbrano mesto. Lokacijo sem s koščkom barvne vrvice označil in nato pregledal teren v oddaljenosti 15 m okoli označenega središča (približna površina 710 m²). Pri tem vzorčenju nisem bil časovno omejen. Za vse opažene čmrlje na tej površini sem napisal njihovo vrsto, kasto, spol, rastlinsko vrsto, na kateri se je osebek hranil in morebitne posebnosti. Obenem sem ob prvem obisku opisal tudi samo lokacijo. Na točkah v gozdu sem izmeril prsni obseg dreves in tako določil razvojno fazo gozda (mladovje, drogovnjak, dvoslojni sestoj, mešani sestoj ali debeljak), označil sem si tudi prisotne drevesne vrste in morebitne cvetoče žužkocvetke ter tudi tiste rastline, ki so prisotne, a še ne cvetijo. Naključne točke sem obiskal od enkrat

do petkrat v celotni sezoni. Šestnajstih naključno izbranih točk nisem uspel obiskati, saj je bila cesta do njihove bližine neprevozna ali pa so se nahajale v vojaškem območju, ki ni bilo predhodno razvidno iz zemljevida.



Slika 5: Prikaz razporeditve obiskanih naključnih vzorčnih mest znotraj vzorčenega območja (kartografija: A. Jenič)

Naključna vzorčna mesta sem glede na tip habitata razdelil na presvetlitve (poseke, zaraščajoči se travniki), razvojne faze gozda (debeljak, dvoslojni sestoj, drogovnjak, mladovje, mešani sestoj) in ceste (makadamske poti in gozdne vlake)

Razvojne faze gozda sem priredil in poenostavil po Odredbi o določitvi normativov za delo v gozdovih (Uradni list RS, št. 11/1999) in po Pravilniku o načrtih za gospodarjenje z gozdovi in upravljanje z divjadjo (Uradni list RS, št. 91/2010) na:

debeljak: sestoj s srednjim premerom drevja v vladajočem in sovladajočem položaju nad 30 cm, podmladek pa ne presega 35 % pokrovnosti.

dvoslojni sestoj: sestoj z dvema slojema, pri čemer je spodnji v razvojni stopnji drogovnjaka;

drogovnjak: sestoj s srednjim premerom drevja v vladajočem in sovladajočem položaju od 10 do 30 cm, podmladek pa ne presega 35 % pokrovnosti

mladovje: sestoj obsega mlade razvojne stopnje, ki niso pod zastorom starejšega drevja, sestoj s srednjim premerom drevja v vladajočem in sovladajočem položaju do 10 cm

mešani sestoj: sestoj, v katerem se na skoraj celotni površini posamično ali šopasto vrašča podmladek in srednje staro drevje;



Slika 6: Jasa na Medvednjaku (foto: A Jenič, 2004)



Slika 7: Jasa v Lazih (foto: A Jenič, 2004)



Slika 8: Naključno vzorčno mesto v gozdu v razvojni fazi debeljaka (foto: A Jenič, 2004)



Slika 9: Naključno vzorčno mesto v gozdu v razvojni fazi drogovnjaka (foto: A. Jenič, 2004)

3.3 STATISTIČNA OBDELAVA

Pridobljene podatke sem uredil v MS Access (Microsoft corp.) podatkovno bazo. Grafi in osnovni statistični preračuni so narejeni v programu MS Excel, zahtevnejši izračuni in izris dendrogramov pa v programu R (R: A Language and Environment for Statistical Computing) z uporabo paketa »vegan« (Oksanen in sod., 2015).

Z linearno regresijo sem ugotavljal vpliv velikosti gozdnih jas na: število osebkov, število vrst in diverzitetu čmrljev. Vpliv razvojne faze gozda na pojavljanje čmrljev sem ugotavljal z metodo chi kvadrat (χ^2).

Podobnost čmrlje združbe na gozdnih jasah in podobnost prehrane posameznih vrst čmrljev:

Za oceno podobnosti posameznih gozdnih jas (stalna vzorčna mesta) in podobnosti prehrane med posameznimi vrstami čmrljev sem uporabil Bray Curtisov indeks različnosti (Tarman, 1992).

$$BC_{ii} = \frac{\sum_{j=1}^j |n_{ij} - n_{i'j}|}{n_{i+} + n_{i'+}} \quad \dots (1)$$

pri čemer je n_{ij} število osebkov vrste j , opaženih na vzorčnem mestu i in n_{i+} število osebkov vrste j , opažene na vzorčnem mestu i . Parametra n_{i+} in n_{i+} predstavljata število vseh opaženih osebkov na vzorčnem mestu i oziroma i '.

Pri izračunu podobnosti prehrane med vrstami čmrljev n_{ij} predstavlja število obiskov čmrlje vrste i na rastlinski vrsti j , n_{ij} pa je število obiskov čmrlje vrste i na rastlinski vrsti j . Parametra n_{i+} in n_{i+} predstavljata število vseh obiskov hranilnih rastlin za vrsti čmrljev i oziroma i '.

Na podlagi izračunanih vrednosti Bray-Curtisovega indeksa različnosti sem narisal klustersko drevo. Pri klusterski analizi smo uporabili aglomerativno hierarhično metodo, razdalje v dendrogramu pa temeljijo na povprečjih med vzorci.

Velikost prehranske niše:

Velikost prehranske niše sem izračunal s Shannon - Wienerjevim diverzitetnim indeksom (H).

$$H = -\sum_{i=1}^R p_i \ln p_i \quad \dots (2)$$

kjer je p_i delež obiskov čmrljev posamezne vrste na rastlinski vrsti i . Velika vrednost Shannon – Wiener diverzitetnega indeksa nakazuje široko prehransko nišo; nabiranje hrane je enakomerno razporejeno med hranilne rastline. V takem primeru čmrlji nimajo preferenc pri hranilni rastlini, oziroma vse rastline preferirajo enako močno. Majhna vrednost SHW indeksa kaže na ozko prehransko nišo, oziroma večjo specializiranost čmrljev na določene rastline. Kadar so čmrlji maksimalno specializirani in nabirajo hrano le na eni vrsti rastlin, je vrednost indeksa 0 (Colwell in Douglas 1971).

Prekrivanje prehranskih niš:

Za ugotavljanje prehranske kompeticije, oziroma prekrivanja prehranskih niš sem sledil avtorjema Colwell in Douglas (1971), ki kot najenostavnejši izračun za primerjavo vrst i in j predlagata:

$$C = 1 - \frac{1}{2} \sum_k |P_{ik} - P_{jk}| \quad \dots (3)$$

Tu je P_{ik} kvocient med številom čmrljev vrste i najdenih na rastlini vrste k in številom vseh čmrljev vrste i .

Vrednosti C segajo od 0 (vrsti nimata skupnih virov hrane, prekrivanj prehranskih niš ni) do 1 (vrsti se prehranjujeta na istih virih v enakem deležu – popolno prekrivanje prehranskih niš) (Colwell in Douglas 1971).

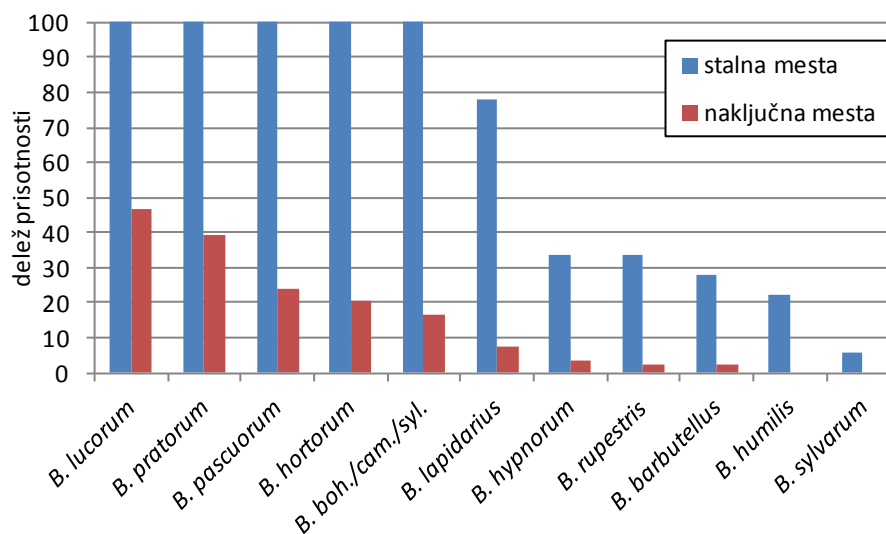
4 REZULTATI

V času od začetka maja do konca septembra sem skupno vzorčil 37 dni. V vseh vzorčenjih sem našel 3172 čmrljev, ki so pripadali 13 vrstam (Preglednica 2). Pet vrst pripada podrodu *Psithyrus* in so torej kleptoparazitske vrste. Najpogostejša je bila vrsta *B. lucorum* pri kateri sem našel 1208 osebkov. Zelo številčni so bili tudi čmrlji vrst *B. pascuorum* (724), *B. pratorum* (401) in *B. hortorum* (366). Ostalih vrst je bilo bistveno manj, najmanjkrat sem našel čmrlje vrste *B. sylvarum* (le 3 osebkve).

Preglednica 2: Seznam vrst in število čmrljev najdenih na raziskovanem območju v južni Sloveniji v vseh vzorčenjih v letu 2004. Klasifikacija rodu *Bombus* v podrodove temelji na raziskavah Cameron in sod. (2007) in Williams in sod. (2008)

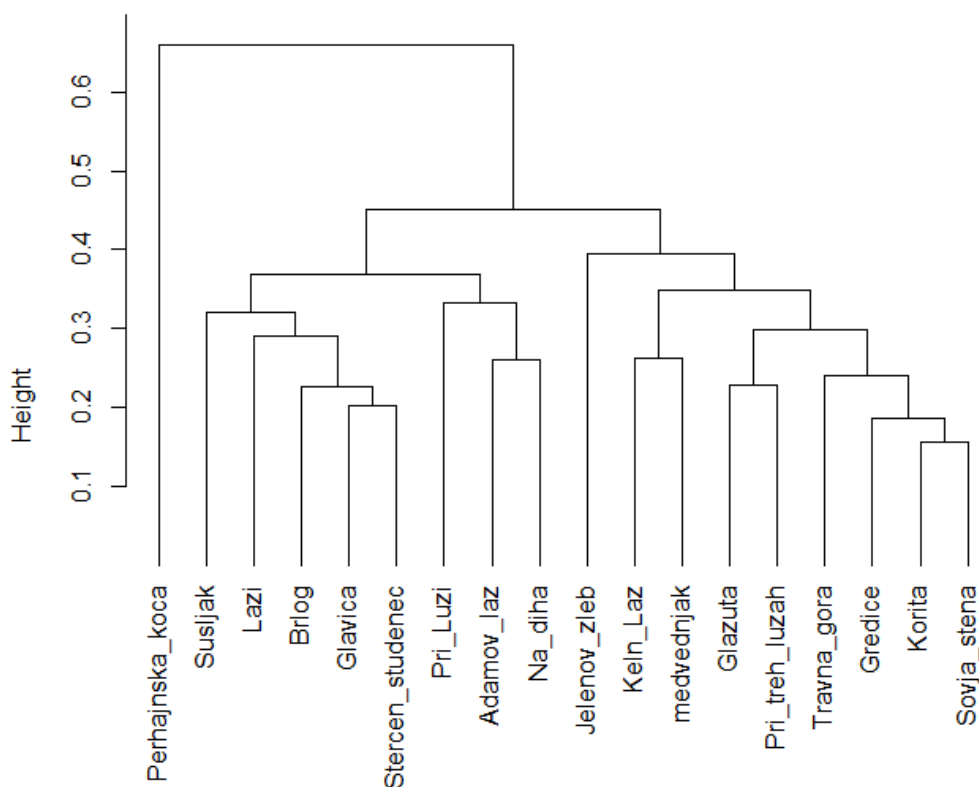
zap. št.	podrod	vrsta	št. opaženih os.
1	<i>Bombus</i>	<i>B. lucorum</i>	1208
2	<i>Thoracobombus</i>	<i>B. pascuorum</i>	724
3	<i>Pyrobombus</i>	<i>B. pratorum</i>	401
4	<i>Megabombus</i>	<i>B. hortorum</i>	366
5	<i>Psithyrus</i>	<i>B. bohemicus</i> / <i>B. campestris</i> / <i>B. sylvestris</i>	245
6	<i>Melanobombus</i>	<i>B. lapidarius</i>	160
7	<i>Pyrobombus</i>	<i>B. hypnorum</i>	26
8	<i>Psithyrus</i>	<i>B. barbutellus</i>	17
9	<i>Psithyrus</i>	<i>B. rupestris</i>	15
10	<i>Thoracobombus</i>	<i>B. humilis</i>	8
11	<i>Thoracobombus</i>	<i>B. sylvarum</i>	3

Štiri najštevilčnejše vrste so bile tudi najbolj razširjene na vzorčnem območju. Vrste *B. lucorum*, *B. pratorum*, *B. pascuorum* in *B. hortorum* sem našel na prav vseh 18 stalnih vzorčnih mestih, enako velja za skupino kleptoparazitskih vrst *B. bohemicus*, *B. campestris*, *B. sylvestris* (Slika 10). Med njimi je bila najpogostejša vrsta *B. bohemicus*. *B. lapidarius* sem našel na 14 stalnih mestih, ostale vrste so bile precej redkejše. Tudi na naključno izbranih mestih sem največkrat opazil vrsti *B. lucorum* in *B. pratorum*, sledijo *B. pascuorum*, *B. hortorum* in skupina kleptoparazitskih vrst (Slika 10). Vrsto *B. sylvarum* sem našel le na ekstenzivnem travniku izven strnjenegega območja gozdov, *B. humilis* le na štirih stalnih vzorčnih mestih, nobene vrste pa nisem našel le v gozdu.



Slika 10: Delež vzorčnih mest na katerih so se pojavljale posamezne vrste čmrljev v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. V oznaki *B. boh./cam./syl.* so združene vrste *B. bohemicus*, *B. campestris* in *B. sylvestris*

Linearna regresija kaže, da velikost jase nima vpliva na diverziteto čmrljev ($R^2=0,01$; $y = 0,01x + 0,2$) ali na število vrst čmrljev na jasi ($R^2=0,15$; $y = 0,6x + 4,7$). Velikost jase le zmerno vpliva na število prisotnih osebkov čmrljev ($R^2=0,4$; $y = 62,7x - 81,7$).



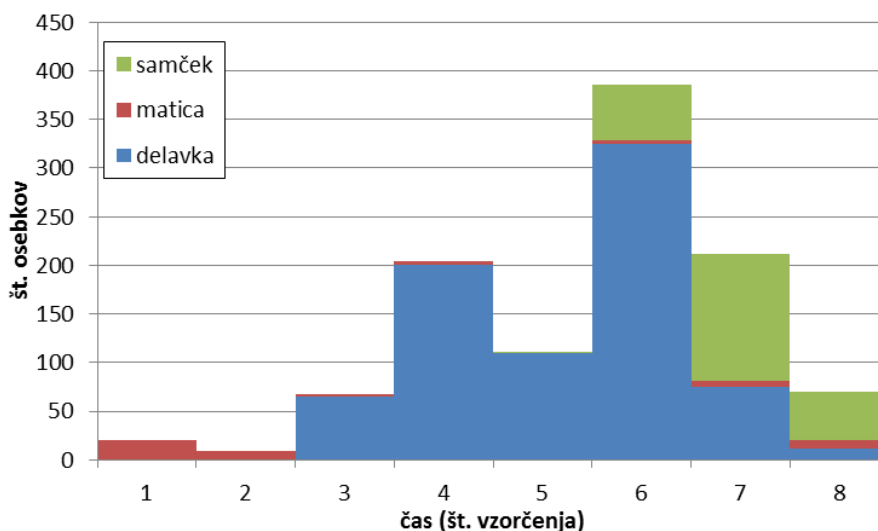
Slika 11: Podobnost čmrljih združb (Bray-Curtisov index različnosti) na stalnih vzorčnih mestih v letu 2004.

Za analizo podobnosti čmrljih združb na stalnih vzorčnih mestih smo združili podatke iz vseh vzorčenj na istem vzorčnem mestu. Najbolj se od ostalih stalnih vzorčnih mest razlikuje Perhajnska koča (Slika 11), kjer sem našel najmanjše število osebkov (29) in najmanj vrst (5). Ostala vzorčna mesta lahko razdelimo v dve skupini: gozdne jase, ki so bolj oddaljene od večjih travnatih površin (več kot 1,8 km) in gozdne jase, ki se nahajajo na robu vzorčnega območja in so zato bližje večjim travnatim površinam (do 1,8 km). Od tega vzorca izstopa le vzorčno mesto Glavica, ki je od večjih travnatih površin oddaljena približno 3 km, vendar se po podobnosti čmrlje združbe nahaja med vzorčnimi mesti blizu gozdnega roba.

4.1 FENOLOGIJA ČMRLJEV NA STALNIH VZORČNIH MESTIH

Na stalnih vzorčnih mestih na gozdnih jasah sem čmrlje našel na vseh lokacijah, vendar ne v vseh vzorčenjih. Glede na kaste, sem pri vseh pravih vrstah čmrljev (*Bombus ekcl: Psithyrus*) opazil delavke. Pri vrstah *B. hypnorum* in *B. sylvarum* nisem opazil niti matic,

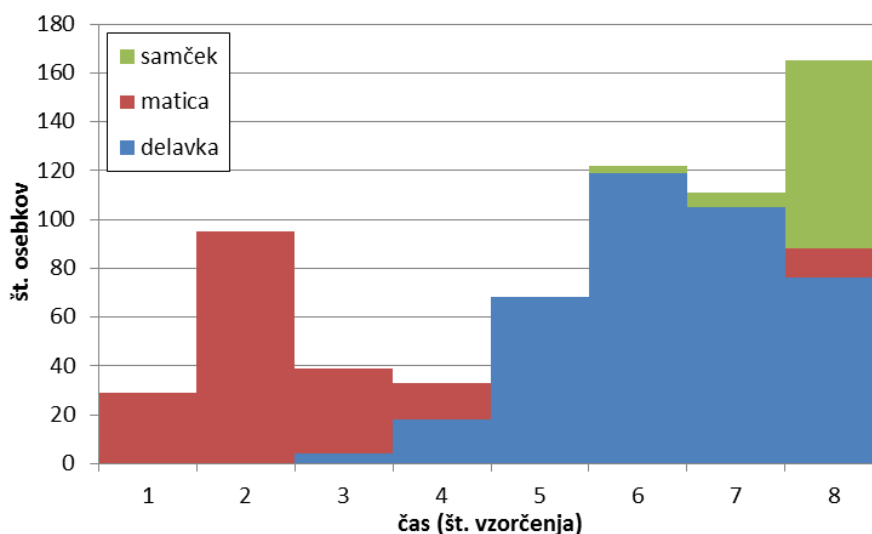
niti samčkov, pri vrsti *B. humilis* pa ne samčkov. Pri kleptoparazitskih vrstah (podrod *Psithyrus*) pri vrsti *B. barbutellus* nisem opazil matic, pri ostalih vrstah tega podrodu pa sem videl tako samčke kot matice. Dinamika spreminjanja številčnosti na stalnih vzorčnih mestih je za pet najpogostejših vrst prikazana na spodnjih slikah (Slike 11-15). Prve matice teh vrst sem opazil že v prvem, majskem vzorčenju.



Slika 12: Število matic, delavk in samčkov *B. lucorum* na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004

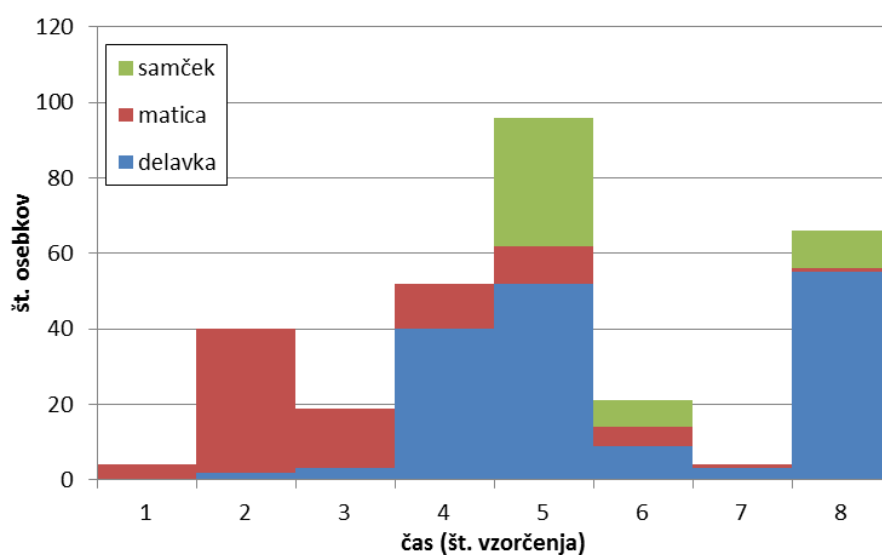
1 = sredina maja, 2 = konec maja, 3 = sredina junija, 4 = konec junija, 5 = sredina julija, 6 = sredina avgusta, 7 = začetek septembra, 8 = konec septembra.

B. lucorum je bila najštevilčnejša vrsta, najdena v raziskavi, tako na stalnih kot tudi na naključnih vzorčnih mestih. Prve delavke so se pojavile v vzorčenju v začetku junija, največjo številčnost (325 opaženih osebkov) pa je vrsta dosegla v vzorčenju v začetku avgusta. V istem času so se pojavili tudi prvi samčki in prve mlade matice. Lanske matice sem sicer posamič videval od začetka vzorčenja v maju do konca junija. Samčki so bili najštevilčnejši v začetku septembra. Tudi v zadnjem vzorčenju konec septembra sem opazoval samčke, delavke in matice (Slika 12). V vseh vzorčenjih na stalnih točkah sem naštel 238 samčkov in 54 matic. Če primerjamo isto generacijo spolnih osebkov, torej le mlade matice in mlade samčke je razmerje med opaženima spoloma 19 : 238 oziroma 1 : 12,5 v prid samčkom.



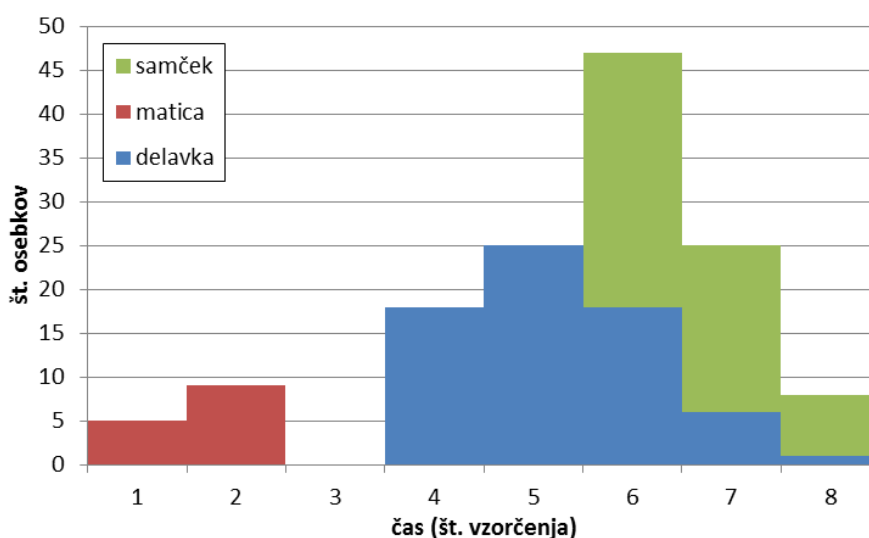
Slika 13: Število matic, delavk in samčkov *B. pascuorum* na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11

B. pascuorum je vrsta z dolgim življenjskim ciklom. Stare matice sem v velikem številu opazoval od začetnega vzorčenja v maju do sredine junija, nekaj osebkov pa tudi v naslednjem vzorčenju konec junija. Prve delavke sem opazil v sredini junija, prve samčke v začetku avgusta, mlade matice pa šele v zadnjem vzorčenju konec septembra. Največje število delavk sem naštel v začetku avgusta, njihovo število pa se je v naslednji vzorčenjih le počasi zmanjševalo. Skupno sem največje število osebkov opazil v zadnjem vzorčenju, konec septembra. Takrat je letalo še vedno veliko delavk, prisotno pa je bilo tudi največje število samčkov (77) in tudi vse mlade matice te vrste (Slika 13). Razmerje med mladimi samicami in samčki je bilo 12 : 86 oziroma 1 : 7,2.



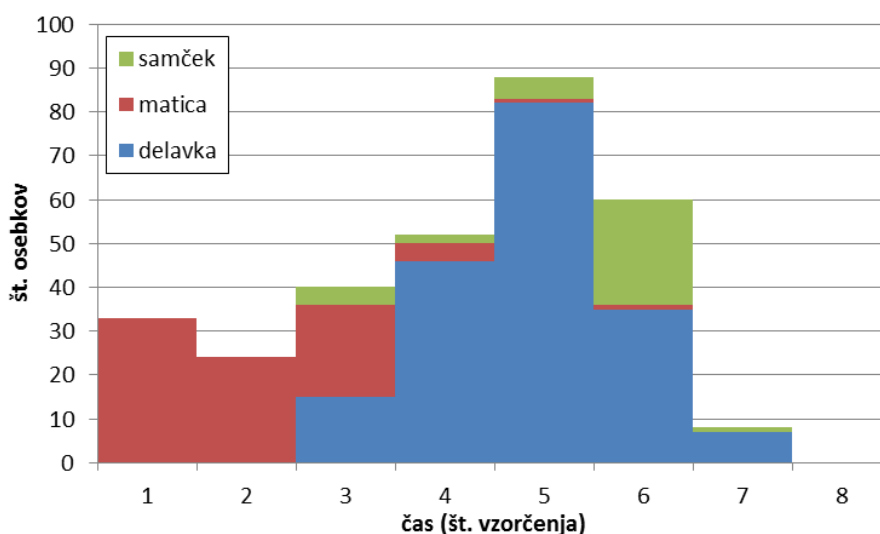
Slika 14: Število matic, delavk in samčkov *B. hortorum* na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11

Fenologija *B. hortorum* kaže na to, da so imeli ti čmrlji na raziskovanem območju dva cikla. *B. hortorum* je vrsta s kratkim ciklom, vendar mlade matice po parjenju včasih ne poiščejo mesta za hibernacijo, ampak kar takoj osnujejo novo kolonijo. Matice sem opazoval v vseh vzorčenjih, prve delavke pa že v začetku junija, kar je najhitreje med vsemi vrstami. Število delavk v drugem ciklu konec septembra je celo presegalo največje število delavk v prvem ciklu. Mladih matic sem opazil malo tako v prvem kot v drugem ciklu (Slika 14).



Slika 15: Število matic, delavk in samčkov *B. lapidarius* na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11

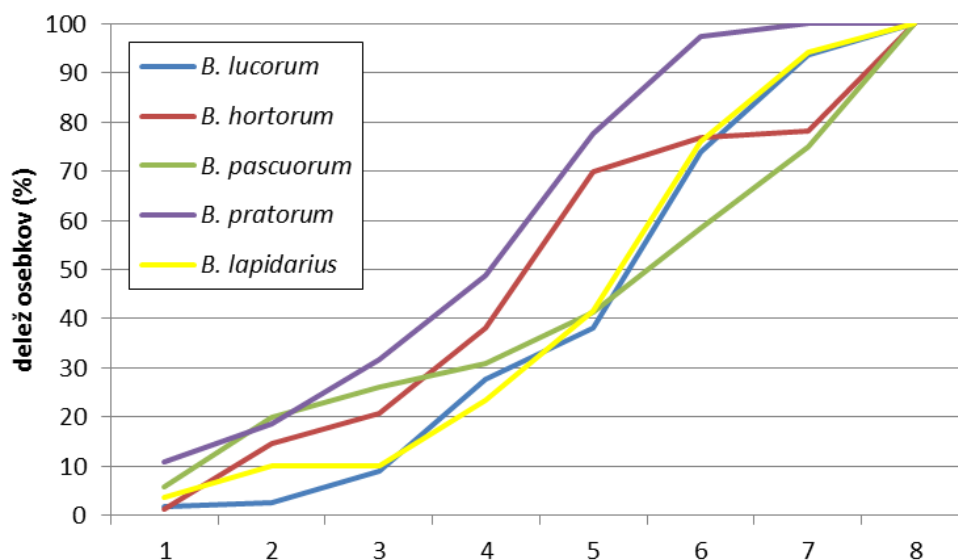
Na stalnih točkah sem v celotni sezoni opazoval 137 osebkov vrste *B. lapidarius*. V prvih dveh vzorčenjih v maju sem opazil le matice, na sredini junija te vrste sploh nisem zasledil, nato pa sem do začetka avgusta opazil le delavke. Samčke sem prvič opazil v začetku avgusta, takrat so bili tudi najštevilčnejši, v manjšem številu sem jih opazoval do konca septembra (Slika 15). Mladih matic sploh nisem opazil, možno pa je, da sem jih zamenjal z večjimi delavkami.



Slika 16: Število matic, delavk in samčkov *B. pratorum* na vseh stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11

B. pratorum je vrsta s kratkim ciklom. Prve delavke, prvi samčki in morda celo prve mlade matice so se pojavile že v sredini junija. Vrh številčnosti delavk se je pojavil v sredini julija, nato je število delavk hitro upadlo, medtem ko se je število samčkov povečalo. *B. pratorum* je edina pogostejša vrsta, ki je svoj cikel zaključila bolj zgodaj, tako da v zadnjem vzorčenju, proti koncu septembra, nisem opazil nobenega osebkov te vrste (Slika 16). Pri vrsti *B. pratorum* je bilo zelo težko ločiti katere matice so letošnje in katere lanske, saj se je njihova letalna sezona prekrivala. Ločevanje na terenu, na podlagi zunanjih znakov je zahtevno in nezanesljivo.

Razlike v dinamiki številčnosti med vrstami čmrljev s kratkimi, srednjimi in dolgimi življenjskimi cikli so dobro razvidna tudi iz kumulativnega prikaza številčnosti v celotni sezoni vzorčenja (Slika 17). V petem vzorčenju, v sredini julija sem pri vrstah s kratkim ciklom zabeležil že med približno 70-80 % vseh osebkov, medtem ko sem pri ostalih pogostih vrstah opazil le približno 35-40 % vseh osebkov. Šele avgusta pa je opazna tudi razlika med vrstama s srednje dolgim ciklom in vrsto z dolgim ciklom (Slika 17).



Slika 17: Kumulativna primerjava števila najpogostejših vrst čmrljev na stalnih vzorčnih mestih v celotni sezoni vzorčenja. Časovna skala je razložena pod sliko 11

4.2 NAKLJUČNA VZORČNA MESTA

Obiskal sem 84 naključno izbranih vzorčnih mest. Vsako vzorčno mesto sem obiskal od enkrat do petkrat, v povprečju 2,3-krat. 63 naključnih mest se je nahajalo v različnih razvojnih fazah gozda, od tega je bilo največ mest v fazi debeljaka (34), sledi mu dvoslojni sestoj (17). Ostalih razvojnih faz gozda je bilo bistveno manj. Razvojne faze drogovnjak, mladovje in mešan sestoj sem skupaj našel na 12 mestih. Štirinajst mest se je nahajalo na gozdnih poteh ali makadamskih cestah, 7 mest pa na različnih presvetlitvah. Čmrlje sem našel na 50 mestih (59,5 %). V debeljaku sem jih našel na 22 mestih (64 %), v dvoslojnim sestoju pa le na 3 točkah (17,6 %). Našel sem jih tudi na ob vseh cestah in na skoraj vseh presvetlitvah (85,7 %). Največje število vrst na posameznem vzorčnem mestu sem našel na eni od presvetlitev (osem vrst), na cesti in v debeljaku največ pet vrst, precej manj pa na drugih mestih (Preglednica 3, Slika 18).

Preglednica 3: Pregled podatkov na vzorčenjih naključnih točk na raziskovanem območju v letu 2004

tip	št. točk	št. obiskov	povprečno št. obiskov	št. točk s čmrlji	št. točk brez čmrljev	delež mest s čmrlji	max št. vrst na točki	št. obiskov s čmrlji	št. obiskov brez čmrljev	delež obiskov s čmrlji
debeljak	34	73	2,1	22	12	64,7	5	39	34	53,4
dvoslojni	17	28	1,6	3	14	17,6	2	3	25	10,7
drogovnjak	8	14	1,8	4	4	50	2	5	9	35,7
mešan s.	2	6	3,0	1	1	50	3	2	4	33,3
mladovje	2	4	2,0	0	2	0	-	0	4	0
cesta	14	41	2,9	14	0	100	5	33	8	80,05
presvetlitev	7	20	2,9	6	1	85,7	8	15	5	75,0
skupaj	84	186	2,3	50	34	59,5	8	97	89	52,2

Čmrlji so se statistično značilno pogosteje pojavljali na presvetlitvah kot v katerikoli razvojni fazi gozda (Preglednica 4). V strnjenem gozdu sem čmrlje najpogosteje našel v razvojni fazi debeljaka; razlika z gozdom v razvojni fazi drogovnjaka ni statistično značilna, razlika z dvoslojnim sestojem pa je.

Preglednica 4: Primerjava prisotnosti čmrljev na naključnih vzorčnih mestih glede na razvojno fazo gozda v raziskovanem območju v letu 2004 s pomočjo chi-kvadrat testa (χ^2). Vzorčna mesta na presvetlitvah in cestah so združena v skupno kategorijo.

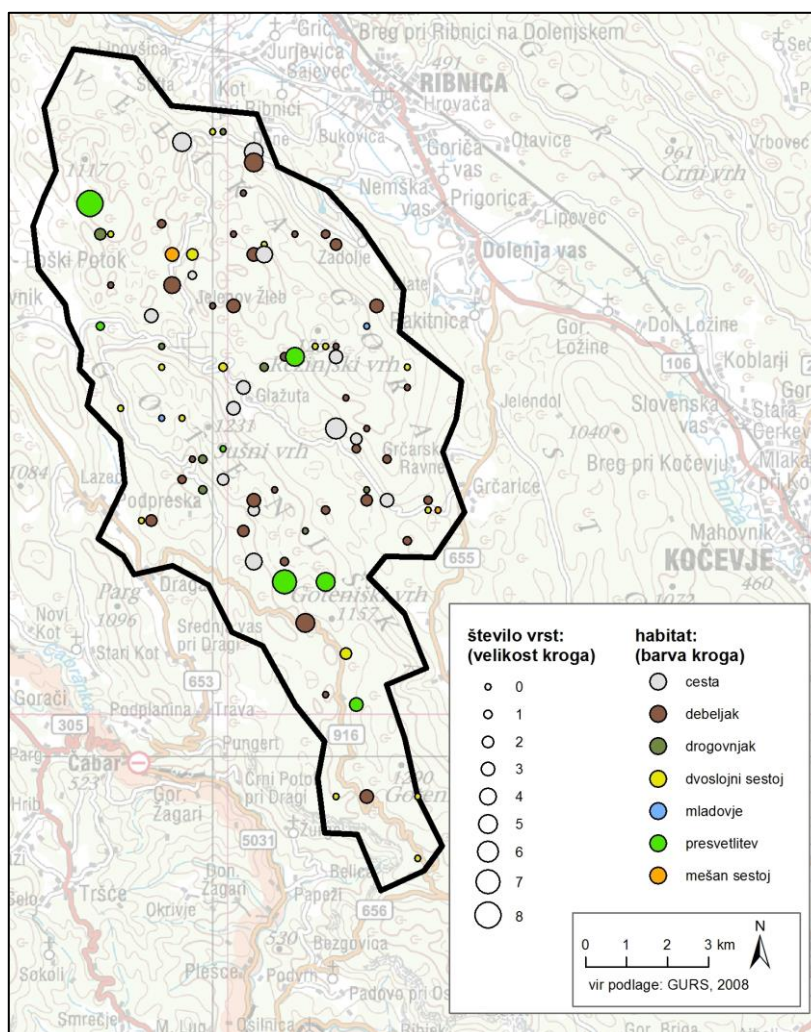
Razvojna faza	dvoslojni sestoj	drogovnjak	presvetlitve in ceste
debeljak	$\chi^2=10,0$; p=0,002	$\chi^2=0,59$; p=0,441	$\chi^2=6,701$; p=0,009
dvoslojni s.		$\chi^2=2,82$; p=0,092	$\chi^2=23,673$; p=0,000001
drogovnjak			$\chi^2=8,309$; p=0,004

Za vse teste chi-kvadrat velja 1 stopinja prostosti (df)

Preglednica 5: Število najdb pogostih vrst čmrljev na posameznih obiskih, glede na tip naključne točke (številke v oklepaju pomenijo delež pojavljanja vrste v obiskih določenega habitata), v raziskovanem območju v letu 2004

tip	št.	št.	<i>B. pascuorum</i>	<i>B. lucorum</i>	<i>B. hortorum</i>	<i>B. pratorum</i>	<i>B. lapidarius</i>	<i>Psithyrus</i>
	točk	obiskov						
debeljak	34	73	8 (11)	23 (31,5)	11 (15,1)	16 (21,9)	2 (2,7)	7 (9,6)
dvoslojni	17	28	0 (0)	3 (10,7)	0 (0)	2 (7,1)	0 (0)	0 (0)
drogovnjak	8	14	1 (7,1)	2 (14,3)	0 (0)	2 (14,3)	0 (0)	0 (0)
mešan s	2	6	0 (0)	1 (16,7)	0 (0)	2 (33,3)	0 (0)	1 (16,7)
mladovje	2	4	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
cesta	14	41	15 (36,6)	17 (41,5)	13 (31,7)	15 (36,6)	3 (7,3)	4 (9,8)
presvetlitev	7	20	9 (45)	7 (35)	6 (30)	10 (50)	3 (15)	4 (20)
skupaj	84	186	33	53	30	47	8	16

Tudi pri pojavljanju posameznih vrst na točkah naključnega vzorčenja (Preglednica 5) je opazno, da se večinoma čmrlji pojavljajo na cestah in presvetlitvah v samem gozdu pa predvsem v fazi debeljaka. Še posebno je to izrazito za vrsti *B. pascuorum*, *B. hortorum* in skupino kleptoparazitskih vrst (*Psithyrus*). Čmrlji vrst *B. lucorum* in *B. pratorum* so se pojavljali tudi v drugih razvojnih fazah gozdov. *B. lapidarius*, ki je bil med pogostejšimi vrstami na vzorčenju gozdnih jas, je bil med vzorčenjem naključnih točk redek.



Slika 18: Število najdenih vrst na naključnih vzorčnih mestih glede na tip vzorčnega mesta (kartografija: A. Jenič, 2015)

4.3 PREHRANA ČMRLJEV

Čmrlje so nabirali hrano na 149 rastlinskih vrstah iz kar 39 družin (Preglednica 8). Matice in delavke so hrano nabirale na 140 vrstah. Največkrat sem jih videval na šentjanževki (*Hypericum perforatum*), lisasti mrtvi koprivi (*Lamium maculatum*), navadni nokoti (*Lotus corniculatus*), velecvetni mrtvi koprivi (*Lamium orvala*) in na škrobotcu (*Rhinanthus sp.*). Teh pet vrst predstavlja približno tretjino vseh obiskov cvetov čmrljih samic. Pri samicah dvanajst najpogosteje obiskanih rastlin skupaj predstavlja dobro polovico vseh obiskov cvetov (Preglednica 6). Na 49 rastlinskih vrstah sem zabeležil le en ali dva obiska samice čmrlja.

Samčke sem opazoval na 65 vrstah rastlin, od tega sem jih na 26 vrstah opazoval le enkrat ali dvakrat. V prehrani samčkov prevladujejo nebinovke (Asteraceae), kamor spadajo tudi tri najpogostejše obiskane rastlinske vrste: navadni glavinec (*Centaurea jacea*), Fuschov grint (*Senecio fuschii*) in Fritschev glavinec (*Centaurea scabiosa fritschii*). Skupaj z njivskim grabljiščem (*Knautia arvensis*) te štiri vrste predstavljajo polovico vseh obiskov samčkov čmrljev (Preglednica 7).

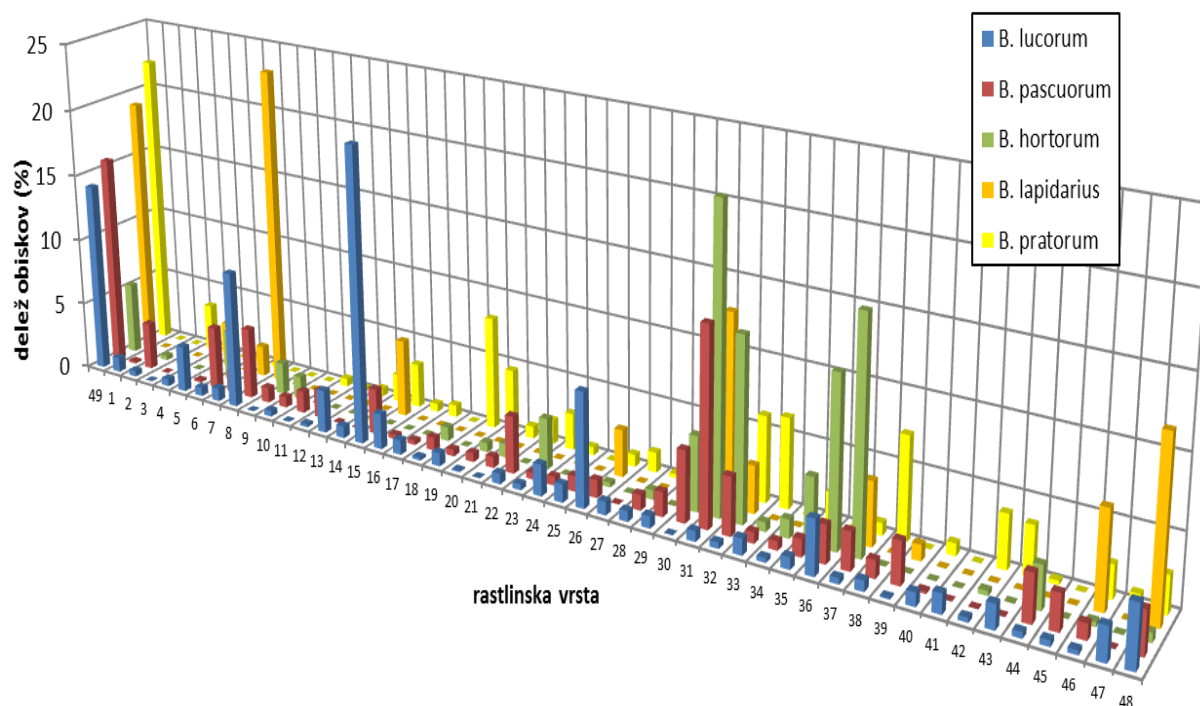
Preglednica 6: Rastlinske vrste na katerih so samice vseh vrst čmrljev najpogostejše nabirale hrano v vseh vzorčenjih in v celotni sezoni v letu 2004

Zap. št	slovensko ime	latinsko ime	št. os.	delež (%)	kumulativno (%)
1	šentjanževka	<i>Hypericum perforatum</i>	238	10,3	10,3
2	lisasta mrtva kopriva	<i>Lamium maculatum</i>	189	8,2	18,5
3	navadna nokota	<i>Lotus corniculatus</i>	149	6,5	24,9
4	velecvetna mrtva kopriva	<i>Lamium orvala</i>	95	4,1	29,1
5	škrobotec	<i>Rhinanthus sp.</i>	91	3,9	33,0
6	lepljiva kadulja	<i>Salvia glutinosa</i>	89	3,9	36,9
7	navadni glavinec	<i>Centaurea jacea</i>	82	3,6	40,4
8	travniška kadulja	<i>Salvia pratensis</i>	79	3,4	43,8
9	gozdni čišljak	<i>Stachys sylvatica</i>	51	2,2	46,0
10	črna detelja	<i>Trifolium pratense</i>	49	2,1	48,2
11	vretenčasta kadulja	<i>Salvia verticillata</i>	41	1,8	49,9
12	mala voščica	<i>Cerintho minor</i>	40	1,7	51,7

Preglednica 7: Rastlinske vrste na katerih so samčki vseh vrst čmrljev najpogostejše nabirali hrano v vseh vzorčenjih in v celotni sezoni v letu 2004

Zap. št	slovensko ime	latinsko ime	št. os.	delež (%)	kumulativno (%)
1	navadni glavinec	<i>Centaurea jacea</i>	197	25,10	25,10
2	Fuschov grint	<i>Senecio fuschii</i>	72	9,17	34,27
3	Fritschev glavinec	<i>Centaurea scabiosa fritschii</i>	72	9,17	43,44
4	njivsko grabljišče	<i>Knautia arvensis</i>	54	6,88	50,32

Izbira rastlin se je med čmrlji posameznih vrst močno razlikovala. Na spodnji sliki je prikazana prehrana (število obiskov cvetov) samic nekaterih pogostih vrst čmrljev. V prikaz so zajete vse rastlinske vrste, na katerih sem zabeležil več kot 10 obiskov (samice vseh vrst). Vrste, na katerih so samice čmrljev redkeje nabirale hrano, so združene v skupino »ostalo«.



Slika 19: Delež opazovanih obiskov samic najpogostejših vrst čmrljev *B. lucorum* na cvetovih različnih rastlinskih vrst v celotni sezoni vzorčenja in v vseh vzorčenjih. N=2298

Prikazane rastlinske vrste: 1 = zlatica (*Ranunculus sp.*), 2 = zvezdica (*Stellaria sp.*), 3 = malinjak (*Rubus idaeus*), 4 = sliva (*Prunus sp.*), 5 = navadna prevezanka (*Chamaespartium sagittale*), 6 = črna detelja (*Trifolium pratense*), 7 = plazeča detelja (*Trifolium repens*), 8 = navadna nokota (*Lotus corniculatus*), 9 = pravi ranjak (*Anthyllis vulneraria*), 10 = širokolistna grašica (*Vicia oroboides*), 11 = divji kostanj (*Aesculus hippocastaneum*), 12 = žanjevec (*Polygala chamaebuxus*), 13 = kobulnica (Apiaceae), 14 = ženikelj (*Sanicula europaea*), 15 = šentjanževka (*Hypericum perforatum*), 16 = jajčasti popon (*Helianthemum ovatum*), 17 = njivsko grabljišče (*Knautia arvensis*), 18 = kokoševčevolistni svišč (*Gentiana asclepiadea*), 19 = mala voščica (*Cerinthe minor*), 20 = navadni gadovec (*Echium vulgare*), 21 = navadni pljučnik (*Pulmonaria officinalis*), 22 = gomoljasti gabez (*Symphytum tuberosum*), 23 = navadni gabez (*Symphytum officinale*), 24 = jetičnik (*Veronica sp.*), 25 = toga smetlika (*Euphrasia stricta*), 26 = škrobotec (*Rhinanthus sp.*), 27 = ozkolistni trpotec (*Plantago lanceolata*), 28 = plazeči skrečnik (*Ajuga reptans*), 29 = navadni vrednik (*Teucrium chamaedrys*), 30 = gozdni čišljak (*Stachys sylvatica*), 31 = lisasta mrtva kopriva (*Lamium maculatum*), 32 = velecvetna mrtva kopriva (*Lamium orvala*), 33 = gorska rumenka (*Galeobdolon montanum*), 34 = zebrat (*Galeopsis sp.*), 35 = navadna črnoglavka (*Prunella vulgaris*), 36 = lepljiva kadulja (*Salvia glutinosa*), 37 = travniška kadulja (*Salvia pratensis*), 38 = vretenčasta kadulja (*Salvia verticillata*), 39 =

navadna mačja zel (*Clinopodium vulgare*), 40 = materina dušica (*Thymus sp.*), 41 = primožek (*Buphtalmum salicifolium*), 42 = beli repuh (*Petasites albus*), 43 = Fuschov grint (*Senecio fuschii*), 44 = lepki osat (*Cirsium erisithales*), 45 = mehki osat (*Cirsium oleraceum*), 46 = Fritschev glavinec (*Centaurea scabiosa fritschii*), 47 = glavinec (*Centaurea sp.*), 48 = navadni glavinec (*Centaurea jacea*), 49 = ostalo

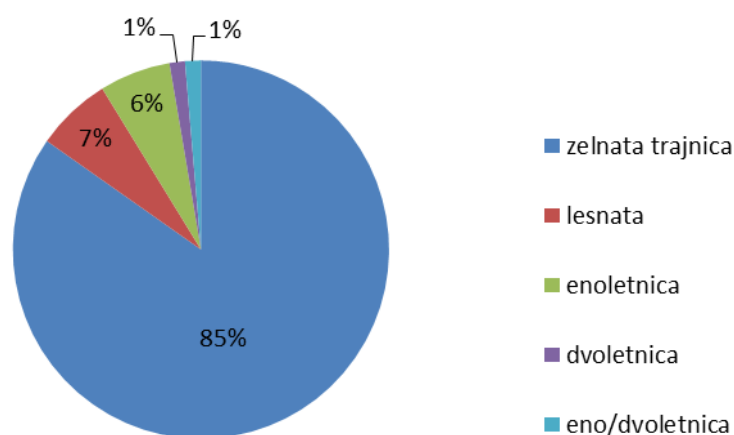
Samice *B. lucorum* so nabirale hrano na 91 rastlinskih vrstah. Tri najpogosteje obiskane vrste so predstavljale približno tretjino vseh obiskov. Te vrste so šentjanževka (21,6 %), navadna nokota (10,2) in škrobotec (8,1 %) (Slika 19). Na kar 56 rastlinskih vrstah sem zabeležil le ena ali dva obiska. V skupini »ostalo« (št. 49 na sliki) je združenih 41 vrst. Matice in delavke *B. pascuorum* so se prehranjevale na 80 vrstah rastlin. Največkrat sem jih opazoval na lisasti mrtvi koprivi (14 %), na navadni nokoti (5,2 %) in na gozdnem čišljaku (5,1 %). V razred »ostalo« je zajetih 39 vrst rastlin. Samice *B. hortorum* sem v celotni sezoni na vseh točkah opazoval nabirati hrano na le 32 rastlinskih vrstah. V prehrani so prevladovale rastline iz družine ustnatice (Lamiaceae), kamor spada vseh 5 najpogostejših vrst v prehrani te vrste. To so: lisasta mrtva kopriva (21,6 %), travniška kadulja (16,3 %), velecvetna mrtva kopriva (13 %), lepljiva kadulja (12 %) in gozdni čišljak (5,3 %) (Slika 19). V skupini »ostalo« je združenih 9 vrst rastlin. Matice in delavke *B. pratorum* sem opazoval nabirati hrano na 62 vrstah rastlin. Največji delež obiskov so imele vrste: mala voščica (8,1 %), vretenčasta kadulja (7,2 %), gorska rumenka (6,3 %) in velecvetna mrtva kopriva (6,1 %) (Slika 19.). V skupino »ostalo« je zajetih 27 vrst rastlin (št. 49 na sliki) in predstavlja kar 22 % vseh obiskov rastlin. Samice *B. lapidarius* sem v celotni sezoni in na vseh točkah opazoval nabirati hrano na 22 rastlinskih vrstah. Najpogosteje sem jih videval na navadni nokoti (23,6 %), lisasti mrtvi koprivi (13,4 %), navadnem glavincu (12,4 %), Fritschevem glavincu (6,7 %) in šentjanževki (5,6 %). V skupini »ostalo« (št. 49 na sliki) je združenih 10 vrst rastlin.

Če opazovanja na rastlinskih cvetovih združimo po družinah, so čmrlji v več kot polovici primerov obiskovali le dve družini: ustnatice (Lamiaceae) (28 % vseh obiskov) in nebinovke (Asteraceae) (26 %). Sledijo metuljnice (Fabaceae) (10 %), krčničevke (Hypericaceae) z eno samo vrsto - šentjanževko (8 %), črnobinovke (Scrophulariaceae) (6 %) in srhkolistnice (Boraginaceae) (5 %) (Preglednica 8). Ostale družine skupaj predstavljajo manj kot petino vseh obiskov.

Preglednica 8: Število prehranjevalnih obiskov na cvetovih rastlin (združeno po družinah) vseh vrst čmrljev na vseh vzorčenjih v letu 2004

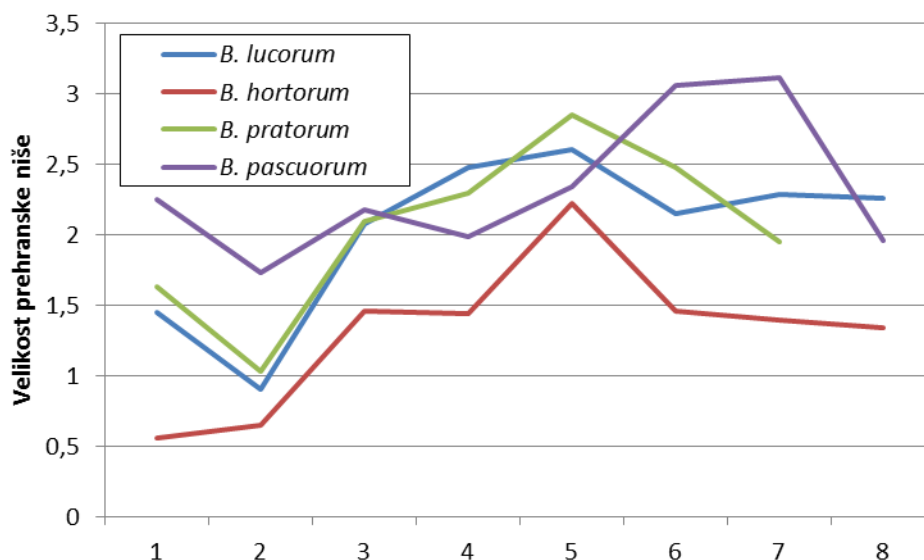
družina	št. obiskov	delež	kumulativno
Lamiaceae	877	28,5	28,5
Asteraceae	797	25,9	54,3
Fabaceae	320	10,4	64,7
Hypericaceae	240	7,8	72,5
Scrophulariaceae	197	6,4	78,9
Boraginaceae	149	4,8	83,7
Apiaceae	81	2,6	86,4
Dipsacaceae	81	2,6	89,0
Plantaginaceae	40	1,3	90,3
Caryophyllaceae	40	1,3	91,6
Rosaceae	37	1,2	92,8
Cistaceae	30	1,0	93,7
Campanulaceae	24	0,8	94,5
Gentianaceae	23	0,7	95,3
Cichoriaceae	21	0,7	95,9
Ranunculaceae	20	0,6	96,6
Polygalaceae	18	0,6	97,2
Hippocastanaceae	12	0,4	97,6
Solanaceae	11	0,4	97,9
Aceraceae	8	0,3	98,2
Ericaceae	8	0,3	98,4
Iridaceae	8	0,3	98,7
Geraniaceae	7	0,2	98,9
Caprifoliaceae	7	0,2	99,2
Urticaceae	5	0,2	99,3
Primulaceae	3	0,1	99,4
Sambucaceae	2	0,1	99,5
Crassulaceae	2	0,1	99,5
Alliaceae	2	0,1	99,6
Violaceae	2	0,1	99,7
Berberidaceae	2	0,1	99,7
Apocynaceae	1	0,0	99,8
Brassicaceae	1	0,0	99,8
Convallariaceae	1	0,0	99,9
Poaceae	1	0,0	99,9
Onagraceae	1	0,0	99,9
Orhidaceae	1	0,0	100,0
Colchicaceae	1	0,0	100,0

Glede na življenjsko dobo rastlin so čmrlji daleč najpogosteje obiskovali zelnate trajnice (84,7 %), sledijo jim lesnate rastline (6,5 %) med katerimi prevladujejo polgrmičaste rastline kot so navadni vrednik (*Teucrium chamaedrys*), navadna prevezanka (*Chamaespartium sagittale*), jajčasti popon (*Helianthemum ovatum*) in materina dušica (*Thymus sp.*) (Slika 20). Na drevesih (beli javor, divji kostanj, sliva) sem čmrlje le redko videl. Verjetno sem marsikaterega čmrlja na drevesih zaradi višine tudi spregledal. Enoletnice in dvoletnice skupaj predstavljajo manj kot desetino vseh obiskov, v tej skupini pa prevladujejo škrobotec (*Rhinanthus sp.*), navadni gadovec (*Echium vulgare*) in toga smetlika (*Euphrasia stricta*).



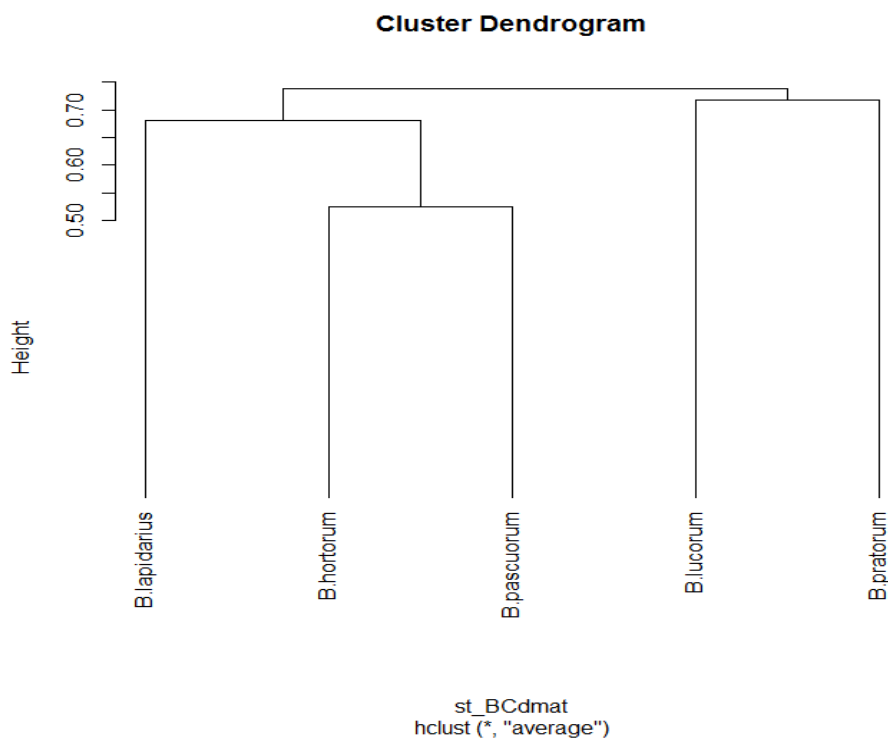
Slika 20: Primerjava prehrane vseh vrst čmrljev glede na življenjsko dobo rastlin

Velikost prehranske niše (izračunane s Shannon – Wienerjevimi diverzitetnim indeksom) za samice (delavke in matice) štirih najpogostejših vrst čmrljev na stalnih vzorčnih mestih je prikazana na sliki (Slika 21). Največjo prehransko specializacijo kažejo samice *B. hortorum*, ki so imele v vseh vzorčenjih najmanjšo izračunano prehransko nišo. Vrsta z največjo prehransko nišo se je z vzorčenji spreminjala. Vrsti *B. pratorum* in *B. lucorum* sta imeli dinamiko spreminjanja prehranske niše skozi celotno sezono precej podobno, podobne so bile tudi izračunane velikosti prehranske niše. Vrsta *B. pascuorum* je imela malce drugačno dinamiko in je najbolj raznovrstno nabirala v kar petih vzorčenjih.



Slika 21: Prehranska niša (izražena z Shannon – Wienerjevimi diverzitetnim indeksom) samic najpogostejših vrst čmrljev na stalnih vzorčnih mestih (jasah) v celotni sezoni vzorčenja v letu 2004. Časovna skala je razložena pod sliko 11

V analizi podobnosti prehrane (Bray-Curtisov indeks različnosti) sem združil podatke samic posameznih vrst čmrljev iz vseh vzorčenj in vseh vzorčnih mest. Klusterska analiza podobnosti prehrane z Bray-Curtisovim indeksom različnosti kaže, da imata *B. hortorum* in *B. pascuorum* najbolj podobno izbiro rastlin pri nabiranju hrane. Tema vrstama je nato najbolj podobna vrsta *B. lapidarius*, medtem ko *B. lucorum* in *B. pratorum* predstavljata svojo skupino.



Slika 22: Podobnost prehrane (Bray-Curtisov index različnosti) delavk in matic petih najpogostejših vrst čmrljev na vseh vzorčenjih stalnih/naključnih vzorčnih mest v letu 2004

Primerjava prehrane čmrljev iste vrste na gozdnih jasah in v strnjenem gozdu kaže na veliko podobnost prehrane pri vrsti *B. hortorum* malo manj izrazito tudi pri vrsti *B. pascuorum*. Ti dve vrsti se v strnjenem gozdu in na jasah prehranjujeta na podobnem izboru rastlin. Obratno velja za drugi dve vrsti. *B. lucorum* in *B. pratorum* na gozdnih jasah izbirata druge rastline kot v strnjenem gozdu (Preglednica 9).

Preglednica 9: Prekrivanje prehranske niše (C) na gozdnih jasah in v strnjenem gozdu za štiri najpogostejše vrste na vzorčenjih v južni Sloveniji v letu 2004

Vrsta	C
<i>B. lucorum</i>	0,236
<i>B. pratorum</i>	0,222
<i>B. pascuorum</i>	0,381
<i>B. hortorum</i>	0,541

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

5.1 SPLOŠNO

Trinajst najdenih vrst čmrljev na območju raziskovanih gozdov kaže na relativno veliko vrstno pestrost, saj čmrlje združbe v severni in srednji Evropi tipično sestavlja 6-11 vrst (Ranta in Vespalainen, 1981). Vse najdene vrste so splošno razširjene po večjem delu Evrope in v azijskem delu Turčije (Rasmont in Iserbyt, 2013). Najpogostejše in najštevilčnejše vrste socialnih vrst čmrljev so bile *B. lucorum*, *B. pascuorum*, *B. pratorum*, *B. hortorum* in *B. lapidarius*, na območju sem našel tudi njihove kleptoparazitske vrste. Ostale tri socialne vrste *B. sylvarum*, *B. humilis* in *B. hypnorum* so bile precej redkejše.

B. hypnorum je ena izmed najbolj razširjenih vrst v Evropi in Aziji (Williams, 1991). Je tudi ena izmed redkih vrst, pri kateri spremembe v okolju niso povzročile zmanjšanja populacij ali zmanjšanja areala (Goulson in sod., 2006). Njen areal se celo širi, saj je v zadnjem času kolonizirala Britanski otok in Islandijo (Goulson in Williams 2001; Rasmont in Iserbyt, 2013). Vrsta se očitno dobro počuti tudi v okoljih, spremenjenih zaradi človeških posegov. Loken (1973) npr. piše, da je vrsta v Skandinaviji bistveno pogostejša v poseljenih predelih, Rasmont pa predvideva, da je v devetnajstem stoletju v Belgiji in Nemčiji vrsta postala številčnejša zaradi povečane urbanizacije. V južnem delu svojega areala razširjenosti (kamor spada tudi Slovenija) je vrsta razširjena v gorskem gozdu (Williams, 1991), zato njena prisotnost v vzorčenjih v dinarskih gozdovih ni presenečenje. Vrsto *B. hypnorum* sem našel na šestih gozdnih jasah in na treh naključnih točkah.

B. sylvarum je v Evropi bolj ogrožena vrsta; v Veliki Britaniji na primer pričakujejo, da bo v bližnji prihodnosti izumrla (Goulson in sod., 2008; Williams, 1982). V Sloveniji je ta vrsta sicer splošno razširjena, a maloštevilna (Jenič, 2003). Diaz-Forero in sod. (2011) ugotavljajo, da je abundanca vrste v negativni korelaciji z deležem gozda v okolici. Prav tako tudi Sowig (1989) in Falk (1991) pišeta, da vrsta močno preferira različne odprte travnate površine. Njihovi rezultati se skladajo s to raziskavo, saj sem od vrste *B. sylvarum* našel le tri delavke na ekstenzivnem travniku, torej zunaj strnjene območja gozdov.

Podobno kot za *B. sylvarum* velja tudi za vrsto *B. humilis*. Vrsta ima rajši odprta območja in ponekod v severni in zahodni Evropi izginja (Fitzpatrick in sod., 2007). Sounders (2008) npr. ocenjuje, da se je vrsta *B. humilis* v jugozahodni Angliji verjetno obdržala le zaradi obširnih območij polnaravnih travnikov ob oceanski obali, kjer je zaraščanje preprečeno zaradi ostrih vremenskih razmer in tanke plasti zemlje. V Sloveniji je vrsta splošno razširjena (Jenič, 2003), a je bila včasih bistveno pogostejša (Grad in sod., 2010). V okviru raziskave sem vrsto našel le posamič na ekstenzivnem travniku zunaj strnjene območja gozdov in na nekaterih večjih gozdnih jasah, kar kaže, da tudi *B. humilis* izbira bolj odprta območja.

Analiza z linearno regresijo je pokazala, da velikost gozdne jase nima vpliva na število vrst na jasi ali na diverzitetu čmrljev. Bowers (1984) je nasprotno, ugotovil močno pozitivno povezavo med površino travnika in diverzitetu čmrljev. V tem preračunu so tri vrste (*B. bohemicus*, *B. sylvestris* in *B. campestris*) združene in obravnavane skupaj. V vzorcih čmrljev, ki sem jih ujel na terenu in natančno določil, se vse tri vrste pojavljajo tudi na manjših jasah in ne nujno na večjih. Predvidevam, da se stopnja odvisnosti ne bi bistveno spremenila, tudi če bi te vrste obravnaval ločeno. Linearna regresija kaže na zmerno odvisnost števila osebkov čmrljev od velikost jase. Verjetno pa je odvisnost v resnici še večja, saj pri večjih jasah nisem mogel pregledati cele jase v danem času. Pri majhnih jasah sem v vzorčnem času lahko natančno pregledal njihovo celotno površino in preštel vse čmrlje, ki so se zadrževali na njej, medtem ko sem pri večjih jasah večino časa vzorčil na primernejših mestih, kjer je več cvetočih rastlin, tako da sem opazil večino čmrljev, vendar ne vseh.

Muljar in sod. (2010) so ugotavljali povezavo med številom čmrljev in velikostjo obdelovalnih polj v kmetijsko bolj obdelanem okolju. Večja kot so bila žitna polja, manj čmrljev je bilo na robu polja. Čmrlji potrebujejo za svoj razvoj stalen vir peloda in nektarja, ki ga na večjih obdelanih območjih po žetvi oz. košnji čmrlji težje najdejo, saj imajo vsaj nekatere vrste krajše letalne razdalje. Poleg tega je intenzivno obdelana pokrajina precej monotona in nudi manj možnosti za primerna gnezditvena mesta in hibernacijo (Muljar in sod., 2010). Podobno so zaključili tudi Belfrage in sod. (2005), ki so ob manjših kmetijah našli bistveno večje število čmrljev, metuljev in ptic kot na večjih kmetijah. Primerjava med številom čmrljev in površino gozdnih jas je do neke mere podobna omenjenima raziskavama, saj primerjamo gostoto čmrljev glede na razmerje med bolj in manj ugodno površino za čmrlje. Večje kot je to razmerje, več čmrljev je prisotnih. V primeru gozdnih jas povezava ni tako izrazita, saj je gozd vseeno primernejši življenjski prostor, kot so žitna polja.

Rezultati vzorčenja čmrlje združbe v dinarskih gozdovih so izredno podobni rezultatom vzorčenja na Norveškem (Heintz, 2003). Heintz je v svojem (prav tako magistrskem) delu vzorčila na Norveškem, v krpah habitata s polnaravno vegetacijo, obdano z manj primernim habitatom (intenzivno obdelane kmetijske površine). Enako kot v naši raziskavi je zabeležila 13 vrst, kjer sta bili najpogostejši vrsti *B. pascuorum* in *B. lucorum*. Prav tako sta tema dvema vrstama sledile *B. hortorum*, *B. pratorum* in *B. lapidarius*. Podobne deleže so imele tudi vrste, ki sva jih oba opazovala posamič in celo kleptoparazitske vrste so bile po številčnosti enako razporejene (Heintz, 2013). Večja razlika je le v treh primerkih *B. subterraneus*, ki so bili prisotni na Norveškem in 17 osebkih *B. barbutellus* v Sloveniji. Tudi v drugih raziskavah v Evropi ugotavljajo, da je pet ali šest vrst vedno prisotnih in številčnih. Williams (1982) te vrste označuje kot celinske pogoste vrste (»mainland ubiquitous«). Občasno se v raziskavah v manjšem številu pojavlja še nekaj vrst kot so: *B. humilis*, *B. sylvarum*, *B. ruderarius*, *B. soroensis* in *B. hypnorum*. Ostale vrste so v domala

vseh raziskavah v Evropi zelo redke, pojavljajo se le v raziskavah v gorah, na severu Skandinavije ali pa so ujeti v le nekaj primerkih (npr: Saville in sod., 1997; Croxton in sod., 2002; Goulson in Darvill, 2004; Carvell in sod., 2004; Pywell in sod., 2005; Westphal in sod., 2006). Favna čmrljev je torej v večini nižinske Evrope zelo podobna. Verjetno so prav spremembe v rabi tal (intenzifikacija kmetijstva) spremenile okolje do te mere, da omogočajo preživetje le nekaj vrstam. Zakaj prav te vrste ostajajo v velikem številu v kmetijski krajini ali se celo širijo, ni povsem jasno (Goulson in sod., 2005). Kot kažejo rezultati te raziskave, so presenetljivo iste vrste pogoste tudi v mnogo bolj naravnem okolju. Z vidika čmrljev so morda kmetijska območja zahodne Evrope in gozdovi morda precej podobni. V obeh primerih gre za manjše površine primernejšega habitata, kjer čmrlji najdejo večino hrane. V gozdu so to posamezne jase in pas rastlin med cesto in gozdom, v kmetijskem okolju pa manjše zaplate polnaravne vegetacije in pas rastlinja med cesto in polji. Površine bolj primerne habitata so le otoki znotraj manj primerne habitata, ki čmrljem nudi malo hrane (strnjen gozd v prvem primeru in polja, njive ter pozidane površine v drugem primeru). V teh manj primernih območjih je hrana lahko v določenem času precej obilna, vendar le zelo kratek čas, npr. cvetenje žužkocvetnih dreves v gozdu (Free, 1970) ali cvetenje oljne repice na poljih (Westphal in sod., 2006). Taki zgodnji in kratkotrajni viri hrane lahko pozitivno vplivajo na število delavk v gnezdu, ne vplivajo pa na število spolnih osebkov in na reproduktivni uspeh družine (Westphal in sod., 2009). Gozdovi v zmernih klimatih verjetno nikoli niso predstavljali zelo primerne okolja za večino vrst čebel. Le redka drevesa v teh gozdovih so namreč za čebele zanimiva s prehranskega vidika. Z izsekavanjem gozdov in ustvarjanjem odprte krajine s pašniki, travniki, polji in cestami so nastale za čebele bolj ugodne razmere in nekoč redke vrste v primarnem gozdu so postale mnogo številčnejše (Michener, 2007). Veliko stepskih vrst je verjetno razširilo svoj areal in koloniziralo novo nastala odprta območja. Morda je sedanje stanje čmrlje združbe, ko se razmere za čebele spet poslabšujejo, celo bolj podobno naravnemu stanju.

V analizi podobnosti čmrljih združb na stalnih vzorčnih mestih (Slika 11) med vsemi lokacijami močno izstopa vzorčno mesto Perhajnska koča. Gre pravzaprav za manjšo travnato površino okoli gozdarske koče. To vzorčno mesto je eno najmanjših, hkrati pa je bilo zelo oddaljeno od večjih travnatih površin. V letu vzorčenja (2004) je bila okolica koče večkrat košena in zato manj primerna za čmrlje. Vzorčno mesto izstopa predvsem po tem, da sem našel najmanj vrst med vsemi vzorčnimi mesti, le pet najpogostejših vrst, ki sem jih našel tudi na vseh stalnih vzorčnih mestih (Slika 10).

Ostala vzorčna mesta lahko razdelimo v dve skupini. V prvi skupini je osem jas, ki se nahajajo na obrobju vzorčenega območja in so torej bližje večjim travnatim površinam (manj kot 1,8 km), večinoma so tudi to manjše jase. V drugi skupini je vseh devet jas od večjih travnatih površin oddaljenih več kot 1,8 km. Le vzorčno mesto Glavica je od večjih travnatih površin oddaljeno približno 3 km, vendar se po podobnosti čmrlje združbe nahaja med vzorčnimi mesti blizu gozdnega roba. To mesto je bilo specifično, saj so večino

opaženih osebkov predstavljali samčki. V prvih štirih vzorčenjih čmrljev sem na tej jasi opazil zelo malo čmrljev, saj spomladi in zgodaj poleti ni bilo primernih cvetočih rastlin, prevladovala je bolj vlagoljubna, skorajda močvirnato vegetacija. Ko so v sredini julija zacveteli osati in kasneje še glavinci, se je na njih zadrževalo veliko število samčkov. Število delavk, pa je bilo še vedno zelo majhno.

Na čmrljo združbo najočitneje vpliva intenzivna košnja, saj je bila najbolj okrnjena na vzorčnem mestu, ki so ga pogosto kosili zaradi vzdrževanja trate ob Pehajnski koči. Tudi oddaljenost od večjih travnatih površin vpliva na čmrlje združbe na gozdnih jasah, težko pa je ugotoviti vzorec, saj razlike niso očitne: ne gre za prisotnost/odsotnost ali delež posamezne vrste.

5.2 FENOLOGIJA

Goodwin (1995) vrste čmrljev deli na zgodnje, ki vrh številčnosti dosežejo junija, srednje – vrh dosežejo nekje med sredino julija in sredino avgusta in na pozne vrste, ki vrh številčnosti dosežejo v drugi polovici avgusta ali v septembru. Vrsti *B. pratorum* in *B. hortorum* različni avtorji (Goodwin, 1995; Teras, 1976; Prys-Jones in Corbet, 1991) označujejo kot vrsti s kratkim ciklom in tudi v tem vzorčenju se je izkazalo, da imata vrsti krajše cikle kot druge pogoste vrste. Ker obe vrsti hitro pričneta z vzrejo spolnih osebkov, njihove družine ne dosežejo velike številčnosti (največ do 120 osebkov) (von Hagen, 2003). Obe vrsti sta vrh številčnosti dosegli v vzorčenju v sredini julija, prav tako so se pri teh dveh vrstah prvi pojavili samčki. Pri *B. pratorum* so se samčki pojavili celo istočasno s prvimi delavkami. Kot v drugih podobnih raziskavah sem opazil, da ima *B. pratorum* celo zgodnejši cikel kot *B. hortorum* (Goodwin, 1995; Jenič 2003). Pri vrstah s kratkim življenjskim ciklom sta možna tudi dva cikla v eni sezoni (Prys-Jones in Corbet, 1991; Goulson, 2003). Nekatero mlado matice se po parjenju ne pripravijo za hibernacijo, ampak začnejo z osnovanjem družine. Ni povsem jasno, ali mlada matica poišče novo primerno gnezdo in tam osnujejo družino ali, kar je bolj verjetno, prevzame vlogo matice v matičnem gnezdu (Goulson, 2003). Drugi življenjski cikel vrste *B. hortorum*, ki smo ga zaznali šele konec septembra, je bil v letu 2004 izredno uspešen. Število opaženih delavk v zadnjem vzorčenju je celo presegalo število julijskih delavk. Uspešnost drugega cikla je verjetno posledica velikega števila cvetočih lepljivih kadulj in mrtvih kopriv. Konec septembra je večina rastlin že odcvetela, le na nekaterih rastlinah so ostajali posamični cvetovi. Nasprotno so bile lepljive kadulje in mrtve koprive zelo številčne in v polnem cvetu, torej prav rastline, ki jih pogosto izbira *B. hortorum*. Pri vrsti *B. pratorum* drugega življenjskega cikla nisem zaznal, čeprav so takšni primeri poznani (Jansson, 2006; Prys-Jones in Corbet, 1991). Morda je razlog v pomanjkanju hrane, saj ima *B. pratorum* kratek jeziček in raje izbira rastline s kratkim cvetnim goltom, ki takrat niso več cvetele v takem številu.

B. lapidarius ima srednje dolg cikel (Goodwin, 1995; Prys-Jones in Corbet, 1991), medtem, ko vrsto *B. lucorum* včasih označujejo kot vrsto s srednje dolgim ciklom (Goodwin, 1995; Jenič 2003; Jansson, 2006), drugič pa kot vrsto z dolgim ciklom (Prys-Jones in Corbet, 1991). V tem vzorčenju sta imeli *B. lapidarius* in *B. lucorum* zelo podobno dinamiko življenjskega cikla (Slika 17). Največje število osebkov sem opazil v začetku avgusta, takrat so se pri obeh vrstah pojavili tudi prvi samčki. Za ti dve vrsti, predvsem za *B. lucorum* velja, da se družine hitro povečujejo, saj posamezne družine lahko vsebujejo do 400 osebkov (*B. lucorum*), oziroma do 300 osebkov pri *B. lapidarius* (von Hagen, 2003).

B. pascuorum je vrsta z dolgim ciklom, kar je vidno tako iz rezultatov vzorčenj v gozdu (Slika 13) kot tudi iz drugih raziskav (Goodwin, 1995; Teras, 1985; Prys-Jones in Corbet, 1991). Največ delavk te vrste sem sicer našel v začetku avgusta, vendar so se delavke v večjem številu pojavljale vse do konca septembra. Takrat je bila vrsta najštevilčnejša v celi sezoni, saj so se šele v zadnjem vzorčenju pojavile tudi prve mlade matice, izredno številčni so bili tudi samčki. Družine *B. pascuorum* kljub dolgim ciklom niso velike in imajo največ 150 članov (von Hagen, 2003).

Različna fenologija vrst čmrljev je verjetno eden od mehanizmov zmanjševanja kompeticije med vrstami, ki je v pogosto precej spregledan. Prav najpogostejše vrste se močno razlikujejo glede na obdobje, ko potrebujejo največ hrane. Ko *B. pratorum* že zaključuje svoj cikel, *B. pascuorum* šele začne s produkcijo spolnih osebkov. Podobno velja za *B. lucorum* in *B. lapidarius*, ki sta najbolj številčni ravno med dvema generacijama vrste *B. hortorum*.

Zmanjšanje številčnosti v vzorčenju sredi julija pri vrsti *B. lucorum*, ki je bila sicer najštevilčnejša vrsta, je težko razložljivo, vendar presenetljivo sovпада z največjo številčnostjo *B. pratorum* in prve generacije *B. hortorum*. Naravna fenologija cvetnic, oziroma prenehanje cvetenja neke pomembne vrste je malo verjetno razlog za zmanjšanje številčnosti vrste *B. lucorum*. Druge vrste so bile takrat zelo številčne, poleg tega lahko vrsta *B. lucorum* nabira hrano na velikem številu rastlin (Slika 19) in ima široko prehransko nišo (Slika 21). Prav tako tudi ne gre za drugo generacijo kot pri *B. hortorum*, saj pred tem nisem našel nobenega samčka *B. lucorum*. Tudi Goodwin (1995) je opazil padec številčnosti na sredini cikla pri vrstah s srednje dolgim in malo manj izrazito zmanjšanje tudi pri vrstah z dolgim ciklom. Tak padec je viden v vzorčenju v začetku septembra pri *B. pascuorum*. Zmanjšanja številčnosti pri vrstah s kratkim ciklom Goodwin (1995) ni opazil. Padce številčnosti razlaga z začetkom razvoja spolnih osebkov. Spolni osebki potrebujejo za svoj razvoj več časa, v tem času pa se normalno zmanjša število delavk. Ko se razvoj prvih spolnih osebkov konča, se število čmrljev na cvetovih zopet poveča. Vendar je Goodwin (1995) prikazal skupaj vse kaste iste vrste čmrljev, tako da ni jasno, kakšne so bile spremembe v posamezni kasti. V primeru *B. lucorum* v tej raziskavi ta razlaga ne drži, saj je zanihalo samo število delavk. Delno lahko padec v številčnosti

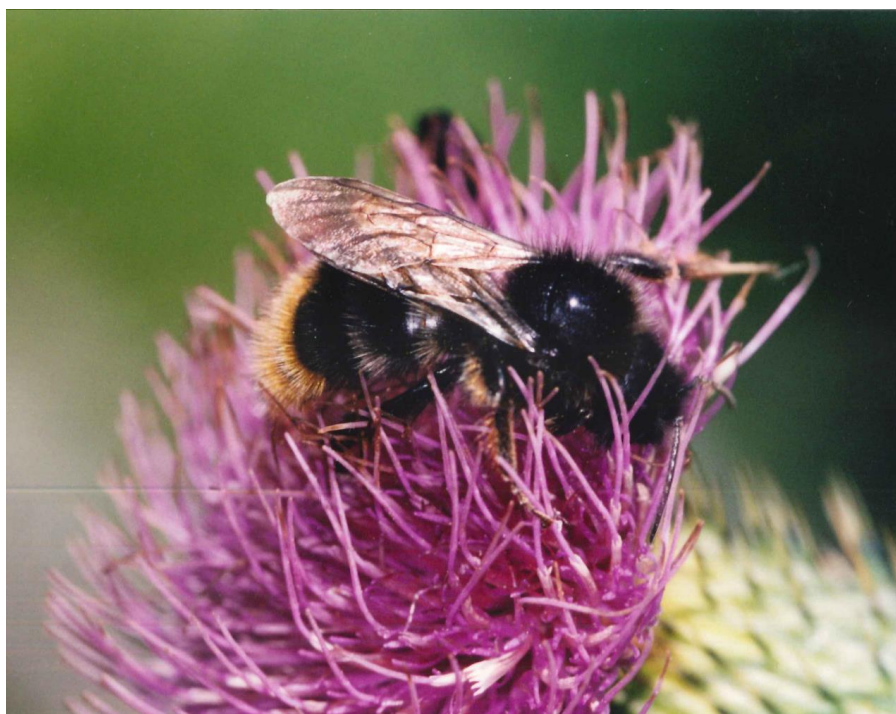
razložim s stanjem gozdnih jas. V vzorčenju v sredini julija je bila trava na treh večjih jasih pokošena (na ostalih ne). Na pokošenih jasih so bili čmrlji *B. lucorum* prisotni le posamič, druge vrste pa so bile še naprej številčne in so se večinoma zadrževale ob gozdnem robu. Kasneje, ko so na jasih zopet začele cveteti primerne rastline pa so bili čmrlji *B. lucorum* spet med najštevilčnejšimi. *B. lucorum* lahko med vsemi najdenimi vrstami na območju najdlje leti od gnezda do virov hrane. Verjetno so ti čmrlji v času manj primernih razmer odleteli nabirati hrano na druga območja, ki so bila morda tako oddaljena, da jih druge vrste niso dosegle. Tudi Saville in sod. (1997) opazajo, da *B. lucorum* lahko leti preko gozdnih območij, da pride do primernih pasišč. *B. lucorum* ima verjetno tudi podoben način komuniciranja o virih hrane kot bolje preučena ozkosorodna vrsta *B. terrestris* in je zato morda več delavk lahko poiskalo bolj bogata pasišča.

Čeprav je na terenu in iz analize podatkov pri nekaterih vrstah težko zanesljivo ločiti, katere matice so lanske in katere letošnje, je med pogostimi vrstami (Slike 11-15) dobro vidna razlika v številčnem razmerju med spolnimi osebki. Pri vseh vrstah so samčki pogostejši od letošnjih matic. Pri *B. lucorum* je to razmerje 1:12, pri *B. hortorum* je razmerje približno 1:3, pri *B. pascuorum* pa 1:6,5. Opazovanje na terenu sicer ni najbolj zanesljivo, saj samčki noči in velik del dneva preživijo na rastlinah. Tu ostajajo tudi po parjenju, saj se lahko pariyo večkrat (Goulson, 2003). Nasprotno matice noči in del dneva preživijo v gnezdu, po parjenju pa se kmalu umaknejo v zemljo in preidejo v stanje hibernacije. Razmerja med spolnimi osebki, opažena na travniku, se lahko zato precej razlikujejo od dejanskih, toda podobna razmerja so opazili tudi v družinah, gojenih v laboratoriju (Beekman in von Stratum, 1998). Pri podrodu *Psithyrus*, kjer ni delavske kaste, smo ugotovili številčno razmerje med mladimi maticami in samčki 1 : 22. Podobno poročata tudi Bäckman in Tiainen (2002), ki sta ugotovila, da je bilo 98 % vseh osebkov tega podrodu, samčkov.

Matica je enako sorodna s svojimi sinovi kot s hčerkami, zato je zanjo najbolj ugodno razmerje med spolnimi osebki v družini 1:1. Delavke so zaradi haplodiploidnega sistema določanja spola bolj sorodne s sestrami kot z brati, zato je za njih najbolj ugodno razmerje med spolnimi osebki v družini 3:1 (v prid maticam). Investicije čmrljev v spolne osebkove se ne skladajo s temi predpostavkami, saj čmrlji vzredijo izrazito več samčkov kot matic. Glede na to, da se samice običajno pariyo le enkrat, samčki pa lahko tudi večkrat, je tako razmerje med spoloma še bolj nenavadno. Vzrok tega fenomena še ni zadovoljivo pojasnjen in nekateri raziskovalci ga razlagajo kot stranski produkt protoandrije (Bourke, 1997; Beekman in von Stratum, 1998).

Delno lahko velik delež samčkov v družini pojasnimo z aktivnostmi delavk. Delavke se ne pariyo in večinoma ne ležejo jajčec. Toda proti koncu življenjskega cikla družine dominanca matice popušča in nekatere delavke se lahko razvijejo do te mere, da začnejo odlagati jajčeca (Bloch in Hefetz, 1999; Alauxin sod., 2004). Ker se ne pariyo, lahko odlagajo le neoplojena jajčeca iz katerih se razvijejo samčki. Število samčkov, ki so

potomci delavk, je lahko zelo različno (Takahashi in sod., 2008). V družinah, ki ostanejo brez matice, so taki samčki pogostejši (Alauxin sod., 2004; Takahashi in sod., 2008). V družinah kjer je matica prisotna, pa je takih samčkov malo, saj naj bi druge delavke njihova jajca odstranjevale (Takahashi in sod., 2008). V zadnjem času so ugotovili, da se lahko celo delavke pravih vrst čmrljev obnašajo kleptoparazitsko. Pri *B. terrestris* in *B. deuteronymus* so opazili, da nekatere delavke zlezejo v tuje gnezdo iste vrste in tam odlagajo jajca, za katera potem skrbijo domače delavke (Lopez-Vaamonde, 2004; Takahashi in sod., 2010).



Slika 23: Samček kleptoparazitske vrste *B. rupestris* (foto: A. Jenič, 2004)

5.3 PREHRANA

Izbira rastlin, na katerih čmrlji iščejo hrano, je odvisna od vrste in kaste čmrlja, pestrosti, številčnosti in razporeditve razpoložljivih rastlin, potreb po hrani v družini in od kvalitete hrane, ki jo nabirajo (Stout in sod., 1998; Goulson, 1999). Čmrlji zelo dobro razlikujejo nektar različnih kakovosti (merjen kot koncentracija sladkorja), niso pa sposobni ločevati peloda in mešanic peloda s celuloznim prahom (Konzmann in Lunau, 2014), verjetno zato, ker nektar pojedjo, pelod pa samo nabirajo v koške na nogah in ne pride v stik s čutnicami za hrano.

Čmrlje sem opazoval nabirati hrano kar na 149-ih rastlinskih vrstah. Čeprav nisem ločeno izvajal popisa vseh žužkocvetk na celotnem območju, ocenjujem, da so čmrlji obiskovali veliko večino žužkocvetk, ki so se pojavljale v vsaj malce večjem številu. Te ocene se skladajo z ugotovitvijo finskih raziskovalcev, da čmrlji obiskujejo kar 87 % vseh žužkocvetnih rastlin (Teras, 1976). V tej raziskavi so čmrlji (vse vrste in oba spola) približno polovico vseh obiskov cvetov naredili na dvanajstih rastlinskih vrstah. Podobne raziskave omenjajo mnogo manj pestro prehrano. Goulson in Darvill (2004) sta čmrlje našla na 33 vrstah, 65 % obiskov pa so čmrlji naredili le na šestih vrstah rastlin. Heintz (2013) je opazovala čmrlje na 45 rastlinskih vrstah, od tega je 77 % vseh obiskov našela na sedmih najpogosteje obiskovanih vrstah. Tudi Ranta in sod. (1981) ugotavljajo, da se čmrlji redno zadržujejo le na nekaj vrstah rastlin, čeprav jih v nekem obdobju obiskujejo 15-20. Število obiskanih rastlinskih vrst in njihovi deleži so gotovo odvisni od pestrosti in diverzitete rastlinske združbe. Razlike med posameznimi raziskavami so lahko tudi posledica različno intenzivnega vzorčenja in različno dolge dobe vzorčenja. Število rastlinskih vrst na območju vzorčenja, kjer so razmere še zelo podobne naravnim, je verjetno precej večje kot število vrst v primerljivih raziskavah v polnaravnih habitatih, obdanih z intenzivno obdelanimi površinami v zahodni Evropi.

V tej raziskavi sem obravnaval vse obiske cvetov (ali socvetij) enakovredno. Vendar cvetovi ne nudijo vedno enako velike nagrade v obliki nektarja in peloda. Količina in kvaliteta hrane na cvetovih lahko močno varira (Goulson, 1999). Goulson (1999) npr. je opazoval delavke, ki so na nekaterih nebinovkah nabirale nektar, med tem opravilom pa so se popolnoma prekrile s pelodom. Kljub očitno velikim količinam peloda delavke tam niso nabirale peloda, niti niso v koške spravile tistega, ki se jih je oprijel.

V raziskavah prehrane čmrljev avtorji večinoma poudarjajo pomembnost metuljnic, predvsem detelj, ki naj bi bile najpomembnejši vir peloda za večino vrst (Teras, 1976; Goulson in sod., 2005; 2008; Goulson in Darvill, 2004; Bäckman in Tiainen, 2002). Predvsem vrste z daljšim jezičkom na deteljah naberejo večino nektarja in peloda. V eni izmed raziskav je *B. humilis* večino peloda (93 %) nabral na metuljnicah, medtem ko je bil *B. hortorum* še bolj specializiran in je pelod nabiral le na eni vrsti metuljnic, črni detelji (Goulson in Darvill, 2004). Avtorja predvidevata, da pelod metuljnic zaradi simbioze z dušik fiksirajočimi bakterijami vsebuje več proteinov in je zaradi tega bolj primeren za prehrano ličink. Predvsem so na pelod metuljnic vezane vrste s kratkim ciklom, pri katerih se mora družina v kratkem času hitro razviti in zato potrebuje še posebej kvaliteten pelod (Goulson in Darvill, 2004). Izginjanje metuljnic, predvsem črne detelje na travnikih, je po mnenju nekaterih raziskovalcev eden izmed glavnih vzrokov za izginjanje mnogih vrst čmrljev (Rasmont in sod., 2005; Goulson in sod., 2004). V prid tej trditvi govorijo tudi rezultati drugih raziskav, ki so pokazali pozitivno odvisnost števila detelj s številom čmrljev ali celo s pestrostjo čmrlje združbe (Carvell, 2002; Bäckman in Tiainen, 2002). V tej raziskavi pa metuljnice niso najpomembnejše v prehrani čmrljev. Za *B. hortorum* velja, da sem približno 80 % obiskov zabeležil na ustnaticah, medtem ko so bile metuljnice

približno enako pogosto obiskane kot srhkolistnice ali nebinovke. Med metuljnicami so čmrlji *B. hortorum* obiskovali le tri vrste: črno deteljo, pravi ranjak in širokolistno grašico. Čeprav sta bili prvi dve vrsti precej razširjeni in pogosti na gozdnih jasah, čmrlji na njih niso pogosto nabirali hrane. Obiskovanje črne detelje kot glavnega vira hrane (peloda in nektarja), je predvsem odvisno od privlačnosti drugih prisotnih virov hrane (Free, 1970). Ustnatice so v drugih raziskavah slabo zastopane, tako na območju raziskav (vrstno in številčno), kot tudi v prehrani čmrljev (Teras, 1985; Dramstad in Fry, 1995; Goulson in sod., 2004; 2008). Goulson in sod. (2008) so med rastlinskimi vrstami, ki so imele vsaj 1 % obiskov zabeležili le eno vrsto ustnatic (navadni zebrat). V drugi raziskavi (Goulson in sod., 2004) pa ustnatice predstavljajo vsega 2,5 % delež v prehrani s pelodom in 3,5 % delež v prehrani z nektarjem. Podobno poročata tudi Dramstad in Fry (1995), kjer je bil navadni zebrat ena izmed redkih prisotnih ustnatic, a ga čmrlji niso obiskovali. Vendar je v njuni raziskavi *B. hortorum* končal cikel že zelo zgodaj, ko zebrat šele začneja cveteti. Ocenjujem, da so ustnatice za čmrlje s dolgim jezičkom celo bolj primeren vir hrane kot metuljnice, vendar je v drugih raziskavah njihov pomen spregledan, saj so bile na mestih vzorčenja redke.

Trajnice običajno izločajo več nektarja kot eno ali dvoletnice (Potts in sod., 2003), zato ni presenetljivo, da so čmrlji večino hrane nabirali na zelnatih trajnicah in le manjši del na eno/dvoletnicah. Toda tudi nekatere enoletnice so lahko za čmrlje zelo privlačne, na primer navadni črnilec (*Melampyrum pratense*) je pogosto zelo pomemben vir hrane čmrljem (Dramstad in Fry, 1995). Navadni črnilec sicer izloča malo nektarja, a je za čmrlje vseeno zanimiv, saj ima zelo veliko koncentracijo sladkorjev (Jennersten in Kwak, 1991). Preferenco čmrljev do trajnic je izpostavilo več avtorjev (npr: Dramstad in Fry, 1995; Mand in sod., 2002; Heintz, 2013). Carvell in sod. (2006) pa ugotavljajo, da predvsem čmrlji z dolgim jezičkom izbirajo trajnice, medtem ko vrste s kratkim jezičkom raje izbirajo enoletnice. V raziskavi v dinarskih gozdovih je imela vrsta *B. lucorum* v primerjavi z vrstama *B. pascuorum* in *B. hortorum* statistično značilno ($\chi^2=16$, $df=1$, $p<0,001$) več obiskov na eno/dvoletnicah kot na trajnicah. Enako pa ne velja za drugo vrsto s kratkim jezičkom *B. pratorum* ($\chi^2=0,04$, $df=1$, $p>0,05$). Kar 60 % vseh obiskov na eno/dvoletnicah so pri *B. lucorum* predstavljali obiski na škrobotcu (*Rhinanthus sp.*). *B. lucorum* je bil med čmrlji tudi glavni obiskovalec škrobotca (83 % vseh obiskov). Škrobotec je podobno kot navadni črnilec polzajedalska rastlina iz družine črnbobinok in ima morda podobne visoke koncentracije sladkorjev v nektarju. Nenavadno pa je, da je bil *B. lucorum* edini pomembni obiskovalec škrobotca, kljub temu, da ima njegov cvet dolg golt.

Prekrivanje prehranskih niš oziroma njihovo podobnost je težko interpretirati z vidika kompeticije med vrstami. Prekrivanje niš lahko kaže na kompeticijo med vrstama, ki pa ni tako velika, da bi prišlo do izključevanja vrst, ali pa kaže na to, da je hrana tako abundantna, da ne predstavlja omejitve (Colwell in Futuyma, 1971). V gorah ali daleč na severu je predvidoma kompeticija med rastlinami za opraševalce večja, kot je kompeticija

med opráševalci za rastline (Heinrich, 1979). V manj ekstremnih razmerah pa je Heinrich (1976) z merjenjem nektarja v cvetovih 25 vrst rastlin izračunal, da so čmrlji redno odstranili vsaj 92 % vsega dnevno proizvedenega sladkorja v nektarju, včasih celo 99 %.

Iz klusterske analize (Slika 22), kjer so v izračunu Bray-Curtisovega indeksa različnosti združena vzorčenja na vseh mestih in v vseh obdobjih, je razvidno, da imajo podobno prehrano vrste čmrljev s podobno dolžino jezička (Preglednica 10). *B. hortorum* in *B. pascuorum* imata dolge jezičke in najbolj podobno prehrano. Podobno opazimo tudi pri obeh vrstah s kratkim jezičkom. *B. lucorum* in *B. pratorum* imata podobno prehrano, medtem ko je *B. lapidarius* nekje vmes tako po prehrani, kot po dolžini jezička. *B. hortorum* je vrsta s kratkim ciklom, *B. pascuorum* pa z dolgim ciklom, zaradi česar se čas največjega števila delavk pri teh dveh vrstah močno razlikuje. Zaradi različne fenologije cvetenja posameznih rastlin pa so tem delavkam na voljo druge vrste rastlin ali so cvetoče rastline prisotne vsaj v drugem razmerju. Podobnost njune prehrane je zato v istem času še precej večja. Zelo podobno velja tudi za par *B. pratorum* (kratek cikel) in *B. lucorum* (srednje dolg cikel). Goulson in Darvill (2004) sta podobno primerjala dolžino jezička med vrstami in njihovo prekrivanje prehranskih niš. Obiske na cvetovih sta ločila glede na to, ali so delavke nabirale pelod ali nektar. Opazila sta statistično značilno povezavo med dolžino jezička in izbiro rastlin pri nabiranju peloda. Ta povezava pa ni bila značilna pri delavkah, ki so nabirale nektar. Tak vzorec je presenetljiv, saj čmrlji jeziček uporabljajo pri nabiranju nektarja, ne pa pri nabiranju peloda. Avtorja ugotavljata, da je bilo v času vzorčenja verjetno dovolj hrane, tako da kompeticija ni bila izrazita.

Čmrlji si virov hrane ne delijo le z drugimi čmrlji, temveč tudi z drugimi opráševalci. Samotarske vrste čebel so bile med vzorčenjem v tej raziskavi zelo redke, pogosteje pa sem opazil domače čebele. Na vzorčenem območju je bilo postavljenih nekaj panjev domačih čebel; posamezne delavke sem večinoma opazoval na gozdnih jasad, v samem gozdu pa zelo redko. Heinrich (1976) ocenjuje, da je kompeticija čmrljev s samotarskimi čebelami majhna, saj imajo te čebele manjše potrebe po hrani: ni jim potrebno ogrevati gnezda, zaradi majhnega telesa se jim energetsko povrne nabiranje tudi manjših količine hrane. Nasprotno velja za domače čebele, kjer so bile že večkrat dokumentirane prilagoditve čmrljev zaradi kompeticije z domačimi čebelami (Thompson, 2004; Walther-Hellwig in sod., 2006; Goulson in Sparow, 2008). V Evropi, kjer so domače čebele avtohtone, so Walther-Hellwig in sod. (2006) ugotovili, da se vrste s kratkim jezičkom izogibajo površinam z veliko gostoto domačih čebel. Nekatere druge vrste pa spremenijo prehranske navade (zamenjajo hranilno rastlino in čas v dnevu, ko so najbolj aktivni). Goulson in Sparow (2008) sta tudi ugotovila, da so delavke čmrljev (ne glede na dolžino jezička) manjše na območjih, kjer so prisotne domače čebele. V vzorčenem območju je bilo domačih čebel malo, zato predvidevam, da čmrlji zaradi njih niso spremenili strategije nabiranja hrane.

Delitev virov hrane glede na obliko cvetov rastlin in dolžine jezička čmrljev je dobro preučen mehanizem zmanjševanja medvrstne kompeticije. Najbolj pogoste vrste čmrljev imajo zelo velike razlike v dolžini jezička, obenem pa se te vrste razlikujejo tudi v dolžini cikla. Vrste s podobno dolžino jezička in torej podobno prehrano imajo drugačne dolžine življenjskega cikla in obratno: vrste z približno enako dolžino življenjskega cikla se razlikujejo v dolžini jezička.

Preglednica 10: Dolžina jezička in največje število delavk v gnezdu (po von Hagen, 2003) pri petih najpogostejših vrstah čmrljev v vzorčnem območju leta 2003. Vrednosti dolžine jezička veljajo za delavke, vrednosti v oklepaju veljajo za matice

vrsta	dolžina jezička (mm)	št. delavk v gnezdu
<i>B. lucorum</i>	8-9 (9-10)	100 – 400
<i>B. pratorum</i>	8-12 (12-14),	50 – 120
<i>B. lapidarius</i>	10-12 (12-14)	100 – 300
<i>B. hortorum</i>	14-16 (19-21)	50 – 120
<i>B. pascuorum</i>	12-13 (13-15)	60 – 150

5.4 NAKLJUČNA VZORČNA MESTA

Med naključnimi vzorčnimi mesti po številu in diverziteti čmrljev izstopajo mesta ob cestah in na različnih presvetlitvah. Na teh odprtih (negozdnih) točkah sem čmrlje našel v večini vzorčenj (78 %). V različnih razvojnih fazah gozda pa sem čmrlje našel na 39 % vseh vzorčenj. Pojavljanje čmrljev v različnih fazah gozda je bilo statistično značilno različno. Tako pogosto pojavljaje čmrljev v obsežnih površinah strnjene gozda je presenetljivo, saj kaže na to, da so čmrlji v gozdu, predvsem v starejših razvojnih fazah relativno pogosti. Vzorčna mesta so bila namreč majhna (krog s polmerom 15 m), posamezna vzorčenja pa so trajala le približno 10 minut. Čmrlje sem običajno našel v gozdu, če so le bile na vzorčnih mestih prisotne primerne cvetoče rastline.

Čmrlji so tipično obravnavani kot travniški organizmi. Bowers (1984) je npr. v zelo podobno zastavljeni raziskavi iskal čmrlje na gozdnih jasad. Toda predpostavil je, da je v gozdu premalo razpoložljive hrane in je zato gozd povsem neprimeren za čmrlje in predstavlja oviro med posameznimi jasami.

Korpela in sod. (2015) so prišli do podobnih zaključkov s preučevanjem vpliva golosečnje in redčenja (sečnja debelejših dreves) na število čmrljev v gozdu. Golosečnje so močno izboljšale število čmrljev v primerjavi z nespremenjenim stanjem, medtem ko redčenje ni bistveno vplivalo na številčnost čmrljev. Avtorji sklepajo, da sta večje število cvetočih

rastlin in višja temperatura glavna vzroka za večje število čmrljev na jasah. Dodatna prednost je lahko material, ki nastaja med sečnjo in ga lahko čmrlji uporabijo v gnezdu kot izolacijo (Korpela in sod., 2015). V podobni raziskavi Cartar (2005) domneva, da je večje število čmrljev na golosekih tudi posledica večje vidljivosti cvetov in predlaga selektivno sečnjo pri kateri ostane v gozdu 50-75 % dreves. Ta način sečnje naj bi za čmrlje najbolj ugoden (Cartar, 2005). Korpela in sod. (2015) na žalost ne opisujejo podrobno, kako je potekalo redčenje dreves, zato ne vemo, kakšen gozd je ostal po posegu in rezultate težko primerjamo. Število čmrljev v gozdu je vsaj v dinarskem gozdu verjetno odvisno od količine dostopne hrane. Na enak način pa lahko pojasnimo tudi razlike med posameznimi razvojnimi fazami gozda. Razvitost spodnje zeliščne plasti v gozdu se med razvojnimi fazami gozda zelo razlikuje, odvisna pa je od zastiranja v zgornjih plasteh (Bončina, 2000). Spodnja zeliščna plast je najslabše razvita v gošči (v tej raziskavi je zajeta v razvojni fazi mladovja) in dvoslojnih sestojih, najbolj pa je razvita v debeljaku (Bončina, 2000). Čmrlje sem največkrat našel v fazi debeljaka, kjer je spodnja zeliščna plast najbolj razvita. V dvoslojnih sestojih je spodnja zeliščna plast bolj senčena in zaradi tega manj razvita kot v drogovnjaku, kar se kaže tudi v prisotnosti čmrljev. V dvoslojnem sestoju sem ji našel na 17,6 % vzorčenjih, v drogovnjaku pa na 50 % (Preglednica 5), vendar razlika ni statistično značilna.

Predvidevam, da so čmrlji v času trajanja raziskave v gozdu tudi gnezдили in ne samo nabirali hrano. Spomladi sem v gozdu (predvsem v fazi debeljaka) večkrat opazoval matice različnih vrst čmrljev med značilnim cikcakastim letom tik nad tlemi, med katerim iščejo primeren prostor za gnezdenje. Tako vedenje je dober pokazatelj izbire habitata za gnezdenje (Svensson in sod., 2000; Kells in Goulson, 2003). Poleg tega so nekatera naključno izbrana mesta, kjer sem našel čmrlje, precej oddaljena od gozdnih jas, od koder bi morebiti priletele delavke na pašo.

Najbolj pogoste vrste na gozdnih jasah so bile najpogostejše in najštevilčnejše tudi v samem gozdu. Na največ vzorčenjih na naključnih mestih sem opazoval vrsti *B. lucorum* in *B. pratorum*. Če upoštevamo le vzorčna mesta v gozdu (brez cest in presvetlitev) sem *B. lucorum* našel na 29 vzorčenjih in *B. pratorum* na 22 vzorčenjih. Drugi dve na celotnem območju pogosti vrsti sem v gozdu opazil manj pogosto: 11 krat (*B. hortorum*) in 9 krat (*B. pascuorum*). Pogostost vrste *B. lucorum* v gozdu je presenetljiva, saj jo različni avtorji uvrščajo med izrazito travniške vrste (Williams, 1988; Diaz-Forreo in sod., 2011). Nasprotno, vrsti *B. pascuorum* in *B. pratorum* večkrat uvrščajo med manj izrazito travniške vrste oziroma sta bolj vezani na gozd (Williams, 1988; Kreyer in sod., 2004; Diaz-Forreo in sod., 2011). V Estoniji so ugotovili, da je abundanca teh dveh vrst v pozitivni odvisnosti z deležem gozda v okolici in količino gozdnega roba (Diaz-Forreo in sod., 2011). Ta pozitivna odvisnost verjetno temelji predvsem na lokaciji gnezda (Goulson in sod., 2010). Predvsem čmrlji *B. pascuorum* pa tudi *B. pratorum* pogosto gnezdiijo nad

tlemi, na površinah, kjer je veliko odpadlega listja in vejevja, take razmere pa so značilne za gozdna tla.

Pričakovali bi, da bodo čmrlji, ki so prisotni v gozdu, predvidoma pripadniki vrst z majhnimi kolonijami in zgodnjimi ter kratkimi življenjskimi cikli. Take vrste potrebujejo manj hrane in lahko izkoristijo cvetenje v gozdni podrasti, še preden se olistajo drevesa. Ta pričakovanja izpolnjuje druga najpogostejša vrsta v gozdu *B. pratorum*, medtem ko je najpogostejša vrsta v gozdu *B. lucorum* pravo nasprotje. *B. lucorum* je vrsta z največjimi družinami med vsemi opaženimi vrstami na območju (Preglednica 10). Prav tako ima *B. lucorum* precej daljši življenjski cikel (Slika 12), poleg tega pa vedno gnezdi v tleh (Grad in sod., 2010). Vendar lahko vrsta *B. lucorum* hrano nabira najdlje od gnezda med vsemi opaženimi vrstami čmrljev, poleg tega lahko nektar nabira s primarno krajo nektarja in tako širi prehransko nišo tudi med rastline s cvetom z dolgim goltom. Kreyer in sod. (2004) domnevajo, da *B. lucorum* med prečkanjem gozda leti nad krošnjami dreves in zato ne najde hrane v podrasti, enako ugotavljajo tudi Saville in sod. (1997). Moja pogosta opazovanja delavk vrste *B. lucorum*, ki so hrano nabirale v strnjenem gozdu tega ne potrjujejo. Nasprotno pa Kreyer in sod. (2004) za *B. pascuorum* domnevajo, da skozi gozd leti pri tleh, med debli in zato najde tudi hrano na gozdnih tleh.

Med pogostimi vrstami na jasah in v gozdu pa so vidne tudi razlike v njihovi prehrani (Preglednica 9). Najpogostejši vrsti v gozdu (*B. lucorum* in *B. pratorum*) sta se na jasah hranili na drugih rastlinskih vrstah kot v gozdu. Obe vrsti sta hrano na gozdnih jasah nabirali na izrazito travniških rastlinah. *B. lucorum* največ na šentjanževki, navadnem glavincu, in navadni nokoti, *B. pratorum* pa največ na vretenčasti kadulji in mali voščici. Ker teh rastlin v gozdu skorajda ni, so se čmrlji teh dveh vrst v gozdu prehranjevali na drugih rastlinah. Nasprotno velja za drugi dve pogosti vrsti. Čmrlji *B. hortorum* in *B. pascuorum* so na gozdnih jasah pogosto nabirali hrano na gozdnem robu, na rastlinah, ki se pojavljajo tudi v gozdu (velecvetna mrtva kopriva, lepljiva kadulja). Carvell (2002) ugotavlja, da vrste z dolgim jezičkom pogosteje obiskujejo manjše skupine rastlin, medtem ko vrste s kratkim jezičkom raje nabirajo hrano na površinah, kjer je hrane več, četudi morajo zato tja leteti dlje.

Kolonizacija novo nastalih presvetlitev v gozdu, vsaj za pogoste vrste čmrljev, ni težavna. Čmrlji so številčni na gozdnih jasah, matice pa lahko od gnezda dispergirajo zelo daleč. Poleg tega so čmrlji prisotni tudi v samem gozdu, predvsem v starejših razvojnih fazah gozda, redno pa so prisotni tudi ob cestah, ki lahko olajšajo širjenje in delujejo kot nekakšni koridorji pri razširjanju vrst.

5.5 SKLEPI

Čmrlji so v gozdni krajini pogosti na večjih in manjših presvetlitvah ter v pasu vegetacije med gozdom in cesto. Manj pogosti so v strnjenem gozdu, verjetno zaradi manjše količine hrane. Na presvetlitvah se pojavlja tudi večje število vrst čmrljev kot v samem gozdu.

Velikost presvetlitev proti našim pričakovanjem ni vplivala na vrstno diverzitetu ali število vrst čmrljev, delno je velikost presvetlitev vplivala na število osebkov na presvetlitvi.

V gozdu niso prisotne le vrste s kratkimi cikli in manjšimi družinami. Vrste čmrljev, ki so najpogostejše v dinarskem gozdu, so splošno razširjene in med najpogostejšimi tudi v kmetijsko obdelani krajini v večjem delu Evrope. Te vrste se med seboj močno razlikujejo tako v dolžini življenjskega cikla kot v številčnosti družin, kar je eden od mehanizmov zmanjševanja kompeticije med njimi.

V strnjenem gozdu so čmrlji najpogostejši v najstarejši razvojni fazi - v debeljaku. Manj jih je v razvojni fazi drogovnjaka. V mlajših razvojnih fazah so čmrlji redki, saj je zaradi večje senčenosti v podrasti manj primernih prehranskih rastlin.

Čeprav v gozdu ni prehransko zelo specializiranih čmrljev, imajo posamezne vrste različno pestro prehrano. Nekatere vrste izbirajo v gozdu in izven njega različne hranilne rastline, kar je predvsem posledica dostopnosti virov hrane.

6 POVZETEK

Čmrlji so socialne žuželke z enoletnimi cikli. Hranijo se skoraj izključno s pelodom in nektarjem in so ena izmed najpomembnejših skupin oprasovalcev v zmernih klimatih. Tradicionalno so obravnavani kot travniški organizmi in njihova ekologija je na odprtih travnatih površinah v kmetijsko obdelani krajini v zahodni Evropi, severni Ameriki in na Japonskem dobro raziskana. Na teh območjih so čmrlji tudi močno ogroženi, saj se v zadnjih desetletjih zaradi intenzifikacije kmetijstva uničuje njihov življenjski prostor. O čmrljih v različnih gozdnih združbah, ki so v večjem delu Evrope in tudi Slovenije potencialna klimaksna vegetacija, je znanega zelo malo.

Raziskava je potekala na območju Goteniške gore, Velike gore in Travnne gore v Dinarskem gorstvu v Južni Sloveniji. Za območje so značilne obširne, relativno naravno ohranjene površine predvsem jelovo bukovega gozda.

Vzorčenje je potekalo leta 2004, od maja do oktobra na dva načina. Vnaprej smo izbrali 17 različno velikih gozdnih jas in eno mesto na ekstenzivno gojenem travniku izven strnjene območja gozdov. Na vsakem od teh stalnih mest smo izvedli osem trideset

minutnih vzorčenj. V tem času sem počasi hodil po vzorčnem mestu in iskal čmrlje. Za vsakega opaženega čmrlja sem zapisal vrsto, kasto in hranilno rastlino, kjer sem ga opazil. V drugem načinu sem obiskoval 86 naključno izbranih vzorčnih mest znotraj vzorčenega območja. Vsako vzorčno mesto je predstavljal krog s polmerom 15 m, na njem pa sem poleg iskanja čmrljev z meritvami prsnega obsega dreves določil razvojno fazo gozda.

Skupaj sem vzorčil 37 dni, v tem času pa sem izvedel 144 vzorčenj stalnih vzorčnih mest in 186 vzorčenj naključnih mest. Našel sem 3172 čmrljev, ki so pripadali 13 vrstam. Pet najdenih vrst je kleptoparazitskih (podrod *Psithyrus*). Najpogostejše so bile vrste *B. lucorum* (1208 osebkov), *B. pascuorum* (724), *B. pratorum* (401), *B. hortorum* (366) in skupina kleptoparazitskih vrst *B. campestris*, *B. bohemicus* in *B. sylvestris* (245). Čmrlje teh vrst sem našel na vseh osemnajstih stalnih vzorčnih mestih. Na stalnih vzorčnih mestih je bila pogosta tudi vrsta *B. lapidarius*, ostale vrste so bile bistveno redkejše, od vrste *B. sylvarum* sem našel le tri delavke.

Podobnost čmrlje združbe na stalnih vzorčnih mestih je bila odvisna od oddaljenosti od večjih travnatih površin. Gozdne jase, ki so bile oddaljene manj kot 1,8 km, so imele med seboj bolj podobno združbo kot jase, ki so bile oddaljene več kot 1,8 km. Od vseh vzorčnih mest se je čmrlja združba najbolj razlikovala na edini manjši jasi, ki je bila najbolj intenzivno košena, posledično pa je bila pestrost čmrljev tu najmanjša.

Najpogostejše vrste so imele zelo različno dolge življenjske cikle. Vrsti z najkrajšim življenjskim ciklom sta *B. hortorum* in *B. pratorum*, največje število osebkov teh vrst sem opazil v vzorčenju sredi julija. Pri vrsti *B. hortorum* sem opazil tudi drugi cikel, v katerem sem opazil mlade matice in samčke. Drugi cikel je bil verjetno uspešen zaradi večjega števila cvetočih lepljivih kadulj in mrtvih kopriv. Vrsti *B. lapidarius* in *B. lucorum* imata srednje dolg cikel, največje število osebkov sem pri teh dveh vrstah našel v vzorčenju v prvi tretjini avgusta. *B. pascuorum* ima najdaljši cikel, največ osebkov sem našel šele konec septembra. Različna fenologija pri najpogostejših vrstah je verjetno eden izmed mehanizmov zmanjševanja kompeticije med vrstami.

Čmrlje sem videl nabirati hrano na 149 rastlinskih vrstah iz 39 družin. Največji delež v prehrani predstavljajo ustnatice (Lamiaceae) (28 % vseh obiskov) in nebinovke (Asteraceae) (26 %), kar je v nasprotju z večino raziskav čmrljev, ki poročajo, da so metuljnice (Fabaceae) najpomembnejše v prehrani čmrljev. Samice so največkrat hrano nabirale na šentjanževki (*Hypericum perforatum*), lisasti mrtvi koprivi (*Lamium maculatum*), navadni nokoti (*Lotus corniculatus*), velecvetni mrtvi koprivi (*Lamium orvala*) in na škrobotcu (*Rhinanthus sp.*). Samčki pa so se večinoma prehranjevali na navadnem glavincu (*Centaurea jacea*), Fuschovem grintu (*Senecio fuschii*), Fritschevem glavincu (*Centaurea scabiosa fritschii*) in na njivskem grabljišču (*Knautia arvensis*). Podobnost prehrane sovpada z dolžino jezička: najbolj podobno prehrano sta imeli vrsti z dolgim jezičkom *B. pascuorum* in *B. hortorum*. Podobno velja za vrsti s kratkim jezičkom *B. lucorum* in *B. pratorum*.

Pri vzorčenju naključnih točk sem čmrlje našel na 97 vzorčenjih od 186 (52 %). Najpogosteje sem jih našel na odprtih površinah: ob cestah (80 %) in na presvetlitvah (75 %). V strnjenem gozdu so bili čmrlji najpogostejši v starejši razvojni fazi: v debeljaku (53 %). V drogovnjaku sem jih našel na 36 % vzorčenj, medtem ko so bili v dvoslojnem sestoju redki (11 %). Pojavljanje čmrljev v različnih fazah gozda sovпада z razvitostjo spodnje zeliščne plasti, ki je odvisna od zastiranja v zgornjih plasteh.

V strnjenem gozdu sta bili najpogostejši vrsti *B. lucorum* in *B. pratorum*. Prekrivanje prehranskih niš kaže, da so samice teh dveh vrst na presvetlitvah pogosto izbirale druge hranilne rastline kot v strnjenem gozdu, medtem ko sta drugi dve pogosti vrsti *B. pascuorum* in *B. hortorum* tako na presvetlitvah kot v strnjenem gozdu izbirali iste rastlinske vrste.

Čmrlji so na območju dinarskih gozdov pogosti in številčni na večjih in manjših presvetlitvah ter v pasu vegetacije med gozdom in cesto. V strnjenem gozdu so čmrlji pogosti predvsem v starejših razvojnih fazah gozda, v mlajših razvojnih fazah pa so redki.

7 SUMMARY

Bumblebees are social insects with annual cycles. They feed almost exclusively on nectar and pollen and are one of the most important pollinators in temperate climates. They are traditionally treated as meadow organisms and their ecology is well studied in open grassy areas in managed agricultural landscape in western Europe, North America and Japan. In these areas declines in bumblebees are driven by habitat loss due to agricultural intensification. However, very little is known about bumblebees in different forest communities, which are in most of the Europe and Slovenia the potential natural vegetation.

The survey was conducted in the area of Goteniška gora, Velika gora and Travna gora in the Dinaric Mountains in Southern Slovenia. The area is characterized by broad, relatively preserved natural areas with mainly fir beech forest.

Sampling was carried out from May to September in year 2004. Two sampling methods were used. We have pre-selected 17 different forest clearings and one site in the hay meadow outside of forest area. On each of these pre-selected sites, eight thirty minute samplings were performed during a sampling period. The area was searched for bumblebees. Species, cast and forage plant was recorded for every bumblebee. Also 86 randomly selected sampling sites within the sampling area were visited. Each site was represented by a circle with a radius of 15 m. In addition to bumblebee recording, measurements of tree diameter was performed to determine the developmental phase of the forest.

144 samplings of pre-selected sites and 186 samplings of randomly selected sites was performed in 37 sampling days. 3172 bumblebees were found belonging to 13 different species including five cuckoo species. The most common species were *B. lucorum* (1,208 specimens), *B. pascuorum* (724), *B. pratorum* (401), *B. hortorum* (366) and group of cuckoo species *B. campestris*, *B. bohemicus* and *B. sylvestris* (245 altogether). These species were found in all eighteen pre-selected sampling sites where *B. lapidarius* was also common. Other species were significantly rarer, for example only three workers of *B. sylvarum* were found.

Similarity of bumblebee community on pre-selected sites was in correlation with distance from large grassland areas. Sampling sites closer to large grassland areas (up to 1,8 km) had a different community structure and sampling sites that were deeper in the forest had similar community structure. The most distinguished sampling site was a small clearing deep in the forest which was most oftenly mowed; hence it had a much depaupered bumblebee fauna.

The length of life cycles varied for common species of bumblebees. *B. hortorum* and *B. pratorum* had short cycles, the maximum numbers of specimens were found in the mid-July. In *B. hortorum* we noticed the second cycle which also produced young queens and males. The second cycle was successful probably due to a number of flowering glutinous sage and a dead nettle. A medium cycle length was found in *B. lapidarius* and *B. lucorum* with a maximum number of specimens around middle of the August. The longest cycle was found in *B. pascuorum* which peaked at the end of the September. Different phenology in common species is probably one of the strategies of reducing competition among species.

Bumblebees were recorded foraging at 149 plant species from 39 families. Majority of forage visits were recorded at mint (Lamiaceae) (28% of all visits) and aster family (Asteraceae) (26%) in contrast to most studies, which reported that the legumes (Fabaceae) are the most important plants in the diet of bumblebees. Females were most frequently recorded at St. John's wort (*Hypericum perforatum*), spotted dead nettle (*Lamium maculatum*), bird's foot (*Lotus corniculatus*), flowered dead nettle (*Lamium orvala*) and rattle (*Rhinanthus sp.*). Males visited mainly brown knapweed (*Centaurea jacea*), wood ragwort (*Senecio fuschii*), greater knapweed (*Centaurea scabiosa fritschii*) and field scabious (*Knautia arvensis*). The individual species preferences were found. Species with long proboscis *B. hortorum* and *B. pascuorum* had similar diet and likewise the two species with shorter proboscis (*B. lucorum* and *B. pratorum*).

At random sites bumblebees were found at 97 out of 186 (52 %) samplings. Bumblebees were more common in open areas: along the roads (80 %) and in clearings (75 %). In a continuous forest bumblebees were the most common in optimal phase (53 %). In pole phase bumblebees were found in 36 % of samplings, while they were rare in a two-layered phase (11 %). Occurrence of bumble bees in the various phases of the forest coincides with the level of development of the lower herb layer, which depends on the shading from the top layers.

In a continuous forest the most common bumblebee species were *B. lucorum* and *B. pratorum*. Their dietary niches overlap analysis shows that females of these two species preferred different forage plants species in clearings and in a continuous forest. While the other two common species *B. pascuorum* and *B. hortorum* foraged the same plants in clearings and in a continuous forest.

Bumblebees are common and numerous in the Dinaric forest. They are present in all major clearings; they are also common in smaller clearings and along forest roads. In a continuous forest they often occur in older developmental stages of forests, while they are rare in younger developmental stages.

8 VIRI

- Abrahamovich A.H., Tellería M.C., Díaz N.B. 2001. *Bombus* species and their associated flora in Argentina. *Bee World*, 82, 2:76–87
- Ahrne K., Bengtsson J., Elmqvist T. 2009. Bumble bees (*Bombus spp*) along a gradient of increasing urbanization. *Plos One*, 4, 5: e5574: 9 str.
- Alaux C., Savarit F., Jaisson P., Hefetz A. 2004. Does the queen win it all? Queen-Worker conflict over male production in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Naturwissenschaften*, 91, 8: 400–403
- Alford D.V. 1969. A study of the Hibernation of Bumblebees (Hymenoptera: Bombidae) in Southern England. *Journal of Animal Ecology*, 38, 1: 149-170
- Alford D.V. 1978. *The Life of the Bumblebee*. London, Davis-Poynter: 78 str.
- Amiet F. 1996. Hymenoptera Apidae, 1. Teil -Allgemeiner Teil, Gattungsschlüssel, die Gattungen *Apis*, *Bombus* und *Psithyrus*. *Insecta Helvetica Fauna* (Neuchâtel), 12: 1-98
- Arretz P.V., Macfarlane R.P. 1986. The introduction of *Bombus ruderatus* to Chile for red-clover pollination. *Bee World*, 67, 1: 15–22
- Ayabe T., Hoshiba H., Ono M. 2004. Cytological evidence for triploid males and females in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Chromosome Research*, 12, 3: 215–223
- Bäckman J.P.C., Tiainen J. 2002. Habitat quality of field margins in a Finnish farmland area for bumblebees (Hymenoptera: *Bombus* and *Psithyrus*). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 89, 1: 53–68
- Barron M.C. 1998. *Foraging Ecology and Management of Bombus spp.* (Hymenoptera: Apidae) in Agricultural Landscapes. M. Sc. Canterbury, Lincoln University: 110 str.
- Batra S.W.T. 1993. Opportunistic Bumble Bees Congregate to Feed at Rare, Distant Alpine Honeydew Bonanzas. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 66, 1: 125–127
- Beekman M., Van Stratum P. 1998. Bumblebee sex ratios: why do bumblebees produce so many males? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 265, 1405: 1535–1543
- Belfrage K., Björklund J., Salomonsson L. 2006. The Effects of Farm size and organic farming on diversity of birds, pollinators, and plants in Swedish landscape. *Ambio*, 34, 8: 582-588
- Bevk D., 2007. Dejavnost čmrljev preko dneva in sezone. *Acta Entomologica Slovenica*, 15, 2: 113-120

- Bloch G., Hefetz A. 1999. Regulation of reproduction by dominant workers in bumblebee (*Bombus terrestris*) queenright colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45, 2: 125–135
- Bohn U., Neuhausle R., Gollub G., Hettwer C., Neuhauslová Z., Raus T., Schlüter H., Weber H. 2003. Map of the natural vegetation of Europe. Explanatory text with CD-ROM. Bonn, German Federal Agency for Nature Conservation.
- Bončina A. 2000. Primerjava strukture gozdnih sestojev in sestave rastlinskih vrst v pragozdu in gospodarskem gozdu ter presoja uporabnosti izsledkov za gozdarsko načrtovanje. *Zbornik gozdarstva in lesarstva*, 63: 153–181
- Bossert S., Schneller B. 2014. First records of *Bombus haematurus* Kriechbaumer, 1870 and *Nomada moeschleri* Alfken, 1913 (Hymenoptera: Apidae) for the state of Vienna (Austria). *Beiträge zur Entomofaunistik*, 15: 95–100
- Bourke A.F. 1997. Sex ratios in bumble bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 352, 1364: 1921–1933
- Bowers M.A. 1984. Population biology of bumblebees (*Bombus*) in subalpine meadows in northeastern Utah (community, competition, life-history). Doctoral dissertation. Tuscon, University of Arizona: 94 str.
- Broadbent A.A., Bourke A.F. 2012. The bumblebee *Bombus hortorum* is the main pollinating visitor to *Digitalis purpurea* (Common foxglove) in a UK population. *Journal of Pollination Ecology*, 8, 7: 48–51
- Cameron S.A. 1985. Brood care by male bumble bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 82, 19: 6371–6373
- Cameron S.A., Hines H.M., Williams P.H. 2007. A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91, 1: 161–188
- Cameron S.A., Whitfield J.B., Cohen M., Thorp N. 1999. Novel use of walking trails by the Amazonian bumble bee, *Bombus transversalis* (Hymenoptera: Apidae). V: *Entomological Contributions in Memory of Byron A. Alexander*. Byers G.W., Hagen R.H., Brooks R.W. (eds.). Lawrence, University of Kansas, Natural History Museum Special Publication: 187–193
- Cartar R.V. 2005. Short-term effects of experimental boreal forest logging disturbance on bumble bees, bumble bee-pollinated flowers and the bee–flower match. *Biodiversity and Conservation*, 14, 8: 1895–1907
- Carvell C. 2002. Habitat use and conservation of bumblebees (*Bombus spp.*) under different grassland management regimes. *Biological Conservation*, 103, 1: 33–49
- Carvell C., Meek W., Pywell R., Nowakowski M. 2004. The response of foraging bumblebees to successional change in newly created arable field margins. *Biological Conservation*, 118, 3: 327–339

- Carvell C., Westrich P., Meek W.R., Pywell R.F., Nowakowski M. 2006. Assessing the value of annual and perennial forage mixtures for bumblebees by direct observation and pollen analysis. *Apidologie*, 37, 3: 326–340
- Chapman R.E., Wang J., Bourke A.F.G. 2003. Genetic analysis of spatial foraging patterns and resource sharing in bumble bee pollinators. *Molecular Ecology*, 12, 10: 2801–2808
- Colwell R.K., Futuyma D.J. 1971. On the Measurement of Niche Breadth and Overlap. *Ecology*, 52, 4: 567–576
- Corbet S.A., Williams I.H., Osborne J.L., 1991. Bees and the Pollination of Crops and Wild Flowers in the European Community. *Bee World*, 72, 2: 47–59
- Crowther L.P., Hein P.L., Bourke A.F.G. 2014. Habitat and Forage Associations of a Naturally Colonising Insect Pollinator, the Tree Bumblebee *Bombus hypnorum*. *PLoS ONE*, 9, 9: e107568: 10 str.
- Croxton P.J., Carvell C., Mountford J.O., Sparks T.H. 2002. A comparison of green lanes and field margins as bumblebee habitat in an arable landscape. *Biological Conservation*, 107, 3: 365–374
- Dafni A., Shmida A. 1996. The possible ecological implications of the invasion of *Bombus terrestris* (L.) (Apidae) at Mt Carmel, Israel. V: *The Conservation of Bees*. Matheson A., Buchmann S.L., O’Toole C., Westrich P., Williams I.H. (eds.). London, Academic press: 183–200
- Dafni A., Kevan P., Gross C.L., Goka K. 2010. *Bombus terrestris*, pollinator, invasive and pest: An assessment of problems associated with its widespread introductions for commercial purposes. *Applied Entomology and Zoology*, 45, 1: 101–113
- Darvill B., Knight M. E., Goulson D. 2004. Use of genetic markers to quantify bumblebee foraging range and nest density. *Oikos*, 107: 471–478
- Darvill B., Ellis J.S., Lye G.C., Goulson D. 2006. Population structure and inbreeding in a rare and declining bumblebee, *Bombus muscorum* (Hymenoptera: Apidae). *Molecular Ecology*, 15, 3: 601–611
- Darvill B., O’Connor S., Lye G.C., Waters J., Lepais O., Goulson D. 2010. Cryptic differences in dispersal lead to differential sensitivity to habitat fragmentation in two bumblebee species. *Molecular Ecology*, 19, 1: 53–63
- Darwin C. 2009. O nastanku vrst z delovanjem odbiranja ali ohranjanje prednostnih ras v boju za preživetje. Ljubljana, Založba ZRC SAZU: 421 str.
- Diaz-Forero I., Kuusemets V., Maend M., Liivamaegi A., Kaart T., Luig J. 2011. Effects of forest habitats on the local abundance of bumblebee species: a Landscape-scale Study. *Baltic Forestry*, 17, 2: 235–242

- Diaz-Forero I., Kuusemets V., Mänd M., Liivamägi A., Kaart T., Luig J. 2013. Influence of local and landscape factors on bumblebees in semi-natural meadows: a multiple-scale study in a forested landscape. *Journal of Insect Conservation*, 17, 1: 113–125
- Diekötter T., Walther-Hellwig K., Conradi M., Suter M., Frankl R. 2006. Effects of Landscape Elements on the Distribution of the Rare Bumblebee Species *Bombus muscorum* in an Agricultural Landscape. *Biodiversity and Conservation*, 15, 1: 57–68
- Dramstad W., Fry G. 1995. Foraging activity of bumblebees (*Bombus*) in relation to flower resources on arable land. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 53, 2: 123–135
- Dramstad W.E., Fry G.L., Schaffer M.J. 2003. Bumblebee foraging—is closer really better? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 95, 1: 349–357
- Ellis J.S., Knight M.E., Darvill B., Goulson D. 2006. Extremely low effective population sizes, genetic structuring and reduced genetic diversity in a threatened bumblebee species, *Bombus sylvarum* (Hymenoptera: Apidae). *Molecular Ecology*, 15, 14: 4375–4386
- Falk S. 1991. A Review of the Scarce and Threatened Bees, Wasps and Ants of Great Britain. Peterborough, Research and Survey in Nature Conservation, 35: 342 str.
- Fisher R.M. 1993. How important is the sting in insect social evolution? *Etology, Ecology & Evolution*, 5: 157–168
- Fitzpatrick Ú., Murray T.E., Paxton R.J., Breen J., Cotton D., Santorum V., Brown M.J.F. 2007. Rarity and decline in bumblebees – A test of causes and correlates in the Irish fauna. *Biological Conservation*, 136, 2: 185–194
- Free J.B. 1970. The Flower Constancy of Bumblebees. *The Journal of Animal Ecology*, 39, 2: 395–402
- Gogala A. 1991. Contribution to the Knowledge of the Bee Fauna of Slovenia (Hymenoptera: Apidae). *Scopolia*, 25, 1–33
- Gogala A. 1994. Contribution to the Knowledge of the Bee Fauna of Slovenia II (Hymenoptera: Apidae). *Scopolia*, 31, 1–40
- Gogala A. 1999. Contribution Bee Fauna of Slovenia: Checklist of species (Hymenoptera: Apoidea). *Scopolia*, 42, 1–79
- Gogala A. 2011. Some interesting notes on the *Andrena* species in Slovenia (Hymenoptera: Andrenidae). *Acta Entomologica Slovenica*, 19, 1: 29–35
- Gogala A., Jenič A. 2003. Additions to the checklist of the bee species of Slovenia (Hymenoptera: Apoidea). *Acta Entomologica Slovenica*, 11, 1: 85–88

- Goodwin S.G. 1995. Seasonal phenology and abundance of early-, mid- and long-season bumble bees in southern England, 1985-1989. *Journal of Apicultural Research*, 34, 2:79–87
- Gough, L., Osenberg, C. W., Gross, K. L., Collins, S. L. 2000. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89, 3: 428–439
- Goulson D. 1999. Foraging strategies of insects for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2, 2: 185–209
- Goulson D. 2003. *Bumblebees: their behaviour and ecology*. New York, Oxford University Press: 235 str.
- Goulson D. 2010. Impacts of non-native bumblebees in Western Europe and North America. *Applied Entomology and Zoology*, 45, 1: 7–12
- Goulson D. 2013. *A sting in the tale. My Adventures with Bumblebees*. New York, Picador: 256 str.
- Goulson D., Darvill B. 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie*, 35, 1: 55–63
- Goulson D., Sparrow K.R. 2009. Evidence for competition between honeybees and bumblebees; effects on bumblebee worker size. *Journal of Insect Conservation*, 13, 2: 177–181
- Goulson D., Stout J.C. 2001. Homing ability of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 32, 1: 105–112
- Goulson D., Williams P. 2001. *Bombus hypnorum* (L.) (Hymenoptera: Apidae), a new British bumblebee? *British Journal of Entomology and Natural History*, 14, 3: 129–131
- Goulson D., Stout J.C., Langley J., Hughes W.O. 2000. Identity and function of scent marks deposited by foraging bumblebees. *Journal of Chemical Ecology*, 26, 12: 2897–2911
- Goulson D., Hanley M.E., Darvill B., Ellis J.S., Knight M.E. 2005. Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation*, 122, 1: 1–8
- Goulson D., Hanley M.E., Darvill B., Ellis J.S. 2006. Biotope associations and the decline of bumblebees (*Bombus* spp.). *Journal of Insect Conservation*, 10, 2: 95–103
- Goulson D., Lye G.C., Darvill B. 2008. Decline and Conservation of Bumble Bees. *Annual Review of Entomology*, 53, 1: 191–208

- Goulson D., Kaden J.C., Lepais O., Lye G.C., Darvill B. 2011. Population structure, dispersal and colonization history of the garden bumblebee *Bombus hortorum* in the Western Isles of Scotland. *Conservation Genetics*, 12, 4: 867–879
- Goulson D., Darvill B. 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie*, 35, 1: 55–63
- Goulson D., Rayner P., Dawson B., Darvill B. 2011. Translating research into action; bumblebee conservation as a case study. *Journal of Applied Ecology* 48: 3–8
- Grad J. 2013. Dnevno izletavanje čmrljev na pašo. *Acta Entomologica Slovenica*, 21, 1: 17–28
- Grad J., Gogala A., Kozmus P., Jenič A., Bevk D. 2010. Pomembni in ogroženi opraševalci. Čmrlji v Sloveniji. Lukovica, Čebelarska zveza Slovenije: 123 str.
- Grad J., Oštir T., Jenič A. 2016. Redkejšje vrste čmrljev: značilnosti čmrljev in zanimivosti. Ljubljana, Mohorjeva družba: 116 str.
- Grixti J.C., Wong L.T., Cameron S.A., Favret C. 2009. Decline of bumble bees (*Bombus*) in the North American Midwest. *Biological Conservation*, 142, 1: 75–84
- Hagen E. Von. 2003. Hummeln, bestimmen, ansiedeln, vermehren, schützen. 5. izd. Augsburg, Naturbuch Verlag: 327 str.
- Hagen M., Wikelski M., Kissling W.D. 2011. Space use of bumblebees (*Bombus spp.*) revealed by radio-tracking. *PloS one*, 6, 5: e19997: 10 str.
- Hanski I., Simberloff D. 1997. The Metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. V: *Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution*. Hanski I., Gilpin M.E., (eds.). San Diego, Academic Press: 359–386
- Heinrich B. 1976. Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebees. *Ecology*, 57, 5: 874-889
- Heinrich B. 1979. *Bumblebee Economics*. Cambridge, Harvard University Press: 245 str.
- Heintz R.E. 2013. The importance of flower resources and habitat configuration for bumblebees (*Bombus*) in a fragmented agricultural landscape. M. Sc. Ås, Department of Ecology and Natural Resource Management: 41 str.
- Herrera C.M. 1990. Bumble bees feeding on non-plant food sources. *Bee World*, 71, 2: 67–69
- Hingston A.B., Marsden -Smedley J., Driscoll D.A., 1, Corbett S., Fenton J., Anderson R., Plowman C., Mowling F., Jenkin M., Matsui K., Bonham K.J., Iłowski M., Mcquillan P.B., Yaxley B., Reid T., Storey D., Poole L., Mallick S.A., Fitzgerald N., Kirkpatrick J.B., Febey J., Harwood A.G., Michaels K.F., Russell M.J., Black P.G., Emmerson L., Visoiu M.A., Morgan J., Breen S., Gates S., Bantich M.N., Desmarchelier J.M.2002.

- Extent of invasion of Tasmanian native vegetation by the exotic bumblebee *Bombus terrestris* (Apoidea: Apidae). *Austral Ecology*, 27, 2: 162–172
- Hirsch M., Pfaff S., Wolters V. 2003. The influence of matrix type on flower visitors of *Centaurea jacea* L. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 98, 1–3: 331–337
- Inari N., Nagamitsu T., Kenta T., Goka K., Hiura T. 2005. Spatial and temporal pattern of introduced *Bombus terrestris* abundance in Hokkaido, Japan, and its potential impact on native bumblebees. *Population Ecology*, 47, 1: 77–82
- Ings T.C., Ward N.L., Chittka L. 2006. Can commercially imported bumble bees out-compete their native conspecifics? *Journal of Applied Ecology*, 43, 5: 940–948
- Inouye D.W. 1980. The effect of proboscis and corolla tube lengths on patterns and rates of flower visitation by bumblebees. *Oecologia*, 45, 2: 197–201
- Inoue M.N., Yokoyama J., Washitani I. 2008. Displacement of Japanese native bumblebees by the recently introduced *Bombus terrestris* (L.) (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Conservation*, 12, 2: 135–146
- Irwin R., Maloof J. 2002. Variation in nectar robbing over time, space, and species. *Oecologia*, 133, 4: 525–533
- Iserbyt S., Rasmont P. 2012. The effect of climatic variation on abundance and diversity of bumblebees: a ten years survey in a mountain hotspot. *Annales de la Société Entomologique de France*, 48, 3–4: 261–273
- Jansson E. 2006. Phenology, landscape utilisation and monitoring of bumblebees. M. Sc. Linköping, Department of Physics, Chemistry and Biology: 35 str.
- Jenič A. 2003. Biogeografska analiza čmrljev (rod *Bombus*) v Sloveniji (Hymenoptera: Apidae). Diplomsko delo. Ljubljana, Biotehniška fakulteta. Ljubljana, Oddelek za biologijo: 59 str.
- Jenič A., Gogala A., Grad J. 2010. *Bombus haematurus* (Hymenoptera: Apidae), New species in the Slovenian bumblebee fauna. *Acta Entomologica Slovenica*, 18, 2: 168–170
- Jennersten O., Kwak M.M. 1991. Competition for bumblebee visitation between *Melampyrum pratense* and *Viscaria vulgaris* with healthy and Ustilago-infected flowers. *Oecologia*, 86, 1: 88–98
- Jozan Z. 2001. Somogy megye fullánkos hártýásszárnyú (Hymenoptera, Aculeata) faunája. *Natura Somogyiensis*, 1: 269–293
- Kardinar D. 2012. Vloga čmrljev pri opravevanju jagod. Diplomsko delo. Maribor, Fakulteta za kmetijstvo in biosistemske vede: 28 str.

- Kawakita A., Sota T., Ito M., Ascher J.S., Tanaka H., Kato M., Roubik D.W. 2004. Phylogeny, historical biogeography, and character evolution in bumble bees (*Bombus*: Apidae) based on simultaneous analysis of three nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 2: 799–804
- Keenleyside C., Tucker G. 2010. *A Farmland Abandonment in the EU: an Assessment of Trends and Prospects*. London, Institute for European Environmental Policy: 93 str.
- Kells A.R., Holland J.M., Goulson D. 2001. The value of uncropped field margins for foraging bumblebees. *Journal of Insect Conservation*, 5, 4: 283–291
- Kells A.R., Goulson D. 2003. Preferred nesting sites of bumblebee queens (Hymenoptera: Apidae) in agroecosystems in the UK. *Biological Conservation*, 109, 2: 165–174
- Knight M.E., Martin A.P., Bishop S., Osborne J.L., Hale R.J., Sanderson R.A., Goulson D. 2005. An interspecific comparison of foraging range and nest density of four bumblebee (*Bombus*) species. *Molecular Ecology*, 14, 6: 1811–1820
- Konzmann S., Lunau K. 2014. Divergent Rules for Pollen and Nectar Foraging Bumblebees – A Laboratory Study with Artificial Flowers Offering Diluted Nectar Substitute and Pollen Surrogate. *PLoS ONE*, 9, 3: e91900: 10 str.
- Korpela E.L., Hyvönen T., Kuussaari M. 2015. Logging in boreal field-forest ecotones promotes flower-visiting insect diversity and modifies insect community composition. *Insect Conservation and Diversity*, 8, 2: 152–162
- Kosior A., Celary W., Olejniczak P., Fijal J., Król W., Solarz W., Plonka P. 2007. The decline of the bumble bees and cuckoo bees (Hymenoptera: Apidae: Bombini) of Western and Central Europe. *Oryx*, 41, 1: 79–88
- Kosior A., Celary W., Solarz W., Rasmont P., Fijal J., Król W., Witkowski Z., Iserbyt S. 2008. Long-term changes in the species composition and distribution of Bombini (Apidae) in Cracow since the mid 1850s. *Annales de la Société entomologique de France*, 44, 4: 393–407
- Kozmus P. 2007. *Karakterizacija vrst in populacij čmrljev (*Bombus*, Latreille in *Psithyrus*, Lepeletier) v Sloveniji na osnovi morfoloških in molekulskih markerjev*. Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, Ljubljana, Oddelek za zootehniko: 194 str.
- Kraus F.B., Wolf S., Moritz R.F.A. 2009. Male flight distance and population substructure in the bumblebee *Bombus terrestris*. *Journal of Animal Ecology*, 78, 1: 247–252
- Kreyer D., Oed A., Walther-Hellwig K., Frankl R. 2004. Are forests potential landscape barriers for foraging bumblebees? Landscape scale experiments with *Bombus terrestris agg.* and *Bombus pascuorum* (Hymenoptera, Apidae). *Biological Conservation*, 116, 1: 111–118

- Küpper G., Schwammbberger K.H. 1995. Social parasitism in bumble bees (Hymenoptera, Apidae): observations of *Psithyrus sylvestris* in *Bombus pratorum* nests. *Apidologie*, 26, 3: 245–254
- Kwak M.N. 2015. Effects of bumblebee visits on the seed set of *Pedicularis*, *Rhinanthus* and *Melampyrum* (Scrophulariaceae) in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica*, 28, 2–3: 177–195
- Laverty T.M. 1980. The flower-visiting behaviour of bumble bees: floral complexity and learning. *Canadian Journal of Zoology*, 58, 7: 1324–1335
- Laverty T.M. 1994. Costs to foraging bumble bees of switching plant species. *Canadian Journal of Zoology*, 72, 1: 43–47
- Leadbeater E., Chittka L. 2008. Social transmission of nectar-robbing behaviour in bumble-bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 1643: 1669–1674
- LeBuhn G., Fenter C. 2008. Landscape context influences bumble bee communities in oak woodland habitats. V: *Proceedings of the 6th California oak symposium: today's challenges, tomorrow's opportunities*. 9-12 okt. 2006. Merenlender A., McCreary D., Purcell K.L. (eds.). Albany, U.S. Department of Agriculture: 301–306
- Lepais O., Darvill B., O'Connor S., Osborne J.L., Sanderson R.A., Cussans J., Goffe L., Goulson D. 2010. Estimation of bumblebee queen dispersal distances using sibship reconstruction method. *Molecular Ecology*, 19, 4: 819–831
- Løken A. 1973. Studies on Scandinavian Bumble Bees (Hymenoptera, Apidae). *Norsk Entomologisk Tidsskrift*, 20, 1: 1–218
- Lopez-Vaamonde C., Koning J.W., Brown R.M., Jordan W.C., Bourke A.F. 2004. Social parasitism by male-producing reproductive workers in a eusocial insect. *Nature*, 430, 6999: 557–560
- Macdonald M. 2001. The colonisation of Northern Scotland by *Bombus terrestris* and *B. lapidarius* and the possible role of climate change. *Entomologist's Monthly Magazine*, 137: 1–13
- Macdonald M., Nisbet G. 2006. *Highland bumblebees: Distribution, Ecology and Conservation*. Inverness, Highland Biological Recording Group: 53 str.
- Martinčič A., Wraber T., Jogan N., Ravnik V., Podobnik A., Turk B., Vreš B. 1999. *Mala flora Slovenije, ključ za določanje praprotnic in semenk*. 3. izd. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 845 str.
- Martins A.C., Melo G.A.R. 2009. Has the bumblebee *Bombus bellicosus* gone extinct in the northern portion of its distribution range in Brazil? *Journal of Insect Conservation*, 14, 2: 207–210

- Mauss V. 1994. Bestimmungsschlüssel für Hummeln. Hamburg, Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung: 50 str.
- McFrederick Q.S., LeBuhn G. 2006. Are urban parks refuges for bumble bees *Bombus spp.* (Hymenoptera: Apidae)? *Biological Conservation*, 129, 3: 372–382
- Memmott J., Waser N.M., Price M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 1557: 2605–2611
- Michener C. D. 2000. The bees of the world. 2. izd. Baltimore, The Johns Hopkins University Press: 953 str.
- Michener C.D., Amir M. 1977. The seasonal cycle and habitat of a tropical bumble bee. *Pacific Insects*, 17, 2/3: 237–240
- Mršič N. 1997. Živali naših tal. Ljubljana, Tehniška založba Slovenije: 416 str.
- Müller A. 2006. A scientific note on *Bombus inexpectatus* (Tkalcù, 1963): evidence for a social parasitic mode of life. *Apidologie*, 37, 3: 408–409
- Muljar R., Viik E., Marja R., Svilponis E., Jõgar K., Karise R., Mänd M. 2010. The effect of field size on the number of bumble bees. *Agronomy Research*, 8, 2: 357–360
- Nadbath M. 2008. Meteorološka postaja Grčarice. *Naše okolje*, 15, 6: 34–37
- Nadbath M. 2015. Meteorološka postaja Kočevje. *Naše okolje*, 22, 2: 41 - 61
- Newman D.A., Thomson J.D. 2005. Effects of nectar robbing on nectar dynamics and bumblebee foraging strategies in *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Oikos*, 110, 2: 309–320
- Newsholme E.A., Crabtree B., Higgins S.J., Thornton S.D., Start C. 1972. The activities of fructose diphosphatase in flight muscles from the bumble-bee and role of this enzyme in heat generation. *Biochemical Journal*, 128: 89–97
- Nicolson S.W., van Wyk J.H. 2011. Bee food: the chemistry and nutritional value of nectar, pollen and mixtures of the two. *African Zoology*, 46: 197–204
- Nieto A., Roberts S.P.M., Kemp J., Rasmont P., Kuhlmann M., García Criado M., Biesmeijer J.C., Bogusch P., Dathe H.H., De la Rúa P., De Meulemeester T., Dehon M., Dewulf A., Ortiz-Sánchez F.J., Lhomme P., Pauly A., Potts S.G., Praz C., Quaranta M., Radchenko V.G., Scheuchl E., Smit J., Straka J., Terzo M., Tomozii B., Window J., Michez D. 2014. European Red List of Bees. Luxemburg, Publication Office of the European Union: 84 str.
- Oksanen J., Guillaume F.B., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P.M., Stevens H.H., Wagner H. 2015. *Vegan: Community Ecology: Package*. R package version 2.2-1.

<http://CRAN.R-project.org/package=vegan> (1. 6. 2015)

- Osborne J.L., Williams I.H. 1996. Bumble bees as pollinators of crops and wild flowers. V: Bumble bees for pleasure and profit. Matheson A. (ed.). Cardiff, International Bee Research Association: 24-32
- Osborne J.L., Williams I.H. 2001. Site constancy of bumble bees in an experimentally patchy habitat. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 83, 1: 129–141
- Osborne J.L., Clark S.J., Morris R.J., Williams I.H., Riley J.R., Smith A.D., Reynolds D.R., Edwards A.S. 1999. A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology*, 36: 519–533
- Osborne J.L., Martin A.P., Carreck N.L., Swain J.L., Knight M.E., Goulson D., Hale R.J., Sanderson R.A. 2008. Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. *Journal of Animal Ecology*, 77, 2: 406–415
- Owen R.E., Otterstatter M.C., Cartar R.V., Farmer A., Colla S.R., O'Toole N. 2012. Significant expansion of the distribution of the bumble bee *Bombus moderatus* (Hymenoptera: Apidae) in Alberta over 20 years. *Canadian Journal of Zoology*, 90, 1: 133–138
- Pawlikowski T., Biliński M., Kosior A., Fijał J. 2007. Site constancy of bumblebees (Hymenoptera: Apiformes: *Bombus* Latr.) in the habitats of two forest successional series of the Western Carpathians. *Journal of Apicultural Science*, 51, 1: 109–117
- Pekkarinen A., Teras I. 1993. Zoogeography of *Bombus* and *Psithyrus* in northwestern Europe (Hymenoptera, Apidae). *Annales Zoologici Fennici*, 30: 187–208
- Potočnik H. 2006. Ekološke značilnosti in ogroženost divje mačke (*Felis silvestris*) v Sloveniji. Doktorska disertacija. Ljubljana, Biotehniška fakulteta, oddelek za biologijo: 356 str.
- Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G., O'Toole C., Roberts S., Willmer P. 2003. Response of plant-pollinator communities to fire: changes in diversity, abundance and floral reward structure. *Oikos*, 101, 1: 103–112
- Prÿs-Jones O. 1986. Foraging behaviour and the activity of substrate cycle enzymes in bumblebees. *Animal behaviour*, 34, 2: 609–611
- Prÿs-Jones O., Corbet S. 1991. Bumblebees. Slough, The Richmond Publishing: 92 str.
- Puncer I. 1980. Dinarski jelovo bukovi gozdovi na Kočevskem. Razprave IV. razreda SAZU, 22, 6: 401–546
- Pyke G.H. 1982. Local Geographic Distributions of Bumblebees Near Crested Butte, Colorado: Competition and Community Structure. *Ecology*, 63, 2: 555–573

- Pywell R.F., Warman E.A., Carvell C., Sparks T.H., Dicks L.V., Bennett D., Wright A., Critchley C.N.R., Sherwood A. 2005. Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological Conservation*, 121, 4: 479–494
- Raine N.E., Chittka L. 2005. Comparison of flower constancy and foraging performance in three bumblebee species (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomologia Generalis*, 28, 2: 81–89
- Raine N.E., Chittka L. 2007. Flower constancy and memory dynamics in bumblebees (Hymenoptera: Apidae: *Bombus*). *Entomologia Generalis*, 29, 2/4: 179–199
- Ranta E. 1982. Species structure of North European bumblebee communities. *Oikos*, 38, 2: 202–209
- Ranta E. 1984. Proboscis length and the coexistence of bumblebee species. *Oikos*, 43, 2: 189–196
- Ranta E., Lundberg H. 1980. Resource partitioning in bumblebees: the significance of differences in proboscis length. *Oikos*, 35, 3: 298–302
- Ranta E., Vepsäläinen K. 1981. Why are there so many species? Spatio-temporal heterogeneity and northern bumblebee communities. *Oikos*, 36, 1: 28–34
- Ranta E., Lunberg H., Teräs I. 1981. Patterns of resource utilization in two Fennoscandian bumblebee communities. *Oikos*, 36, 1: 1–11
- Rasmont P., Iserbyt I. 2010-2013. Atlas of the European Bees: genus *Bombus*. 3d Edition. STEP Project, Atlas Hymenoptera, Mons, Gembloux. <http://www.zoologie.umh.ac.be/hymenoptera/page.asp?ID=169> (30. 10. 2015)
- Rasmont P., Pauly A., Terzo M., Patiny S., Michez D., Iserbyt S., Barbier Y., Haubruge E. 2005. The survey of wild bees (Hymenoptera, Apoidea) in Belgium and France. Rome, Food and Agriculture Organisation: 18 str.
- Reinig W.F. 1974. Zur Verbreitung einiger Hummelarten auf der Balkan-Halbinsel. *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*, 23: 11–13
- Sárospataki M., Novák J., Molnár V. 2005. Assessing the Threatened Status of Bumble Bee Species (Hymenoptera: Apidae) in Hungary, Central Europe. *Biodiversity and Conservation*, 14, 10: 2437–2446
- Saunders P. 2008. *Bombus muscorum* and *Bombus humilis* in the South West in 2008. West Sussex. Hymettus Ltd. [http://hymettusorguk/downloads/Cornwall % 20Bombus % 20survey08pdf](http://hymettusorguk/downloads/Cornwall%20Bombus%20survey08pdf) (18. 10. 2015)
- Saville N.M., Dramstad W.E., Fry G.L., Corbet S.A. 1997. Bumblebee movement in a fragmented agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 61, 2: 145–154

- Schmid-Hempel P., Durrer S. 1991. Parasites, floral resources and reproduction in natural populations of bumblebees. *Oikos*, 62, 3: 342–350
- Schmid-Hempel R., Schmid-Hempel P. 2000. Female mating frequencies in *Bombus spp.* from Central Europe. *Insectes Sociaux*, 47, 1: 36–41
- Schmid-Hempel R., Eckhardt M., Goulson D., Heinzmann D., Lange C., Plischuk S., Escudero L.R., Salathé R., Scriven J.J., Schmid-Hempel P. 2014. The invasion of southern South America by imported bumblebees and associated parasites. *Journal of Animal Ecology*, 83, 4: 823–837
- Starr C.K., Geronimo J.G. 1990. Habitat and foraging observations on an oriental bumble bee (Hymenoptera Apidae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 2: 373–379
- Sowing 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, 4: 550–558
- Stoate C., Boatman N., Borralho R., Carvalho C.R., Snoo G.R.D., Eden P. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 63, 4: 337–365
- Stout J.C., Goulson D. 2001. The use of conspecific and interspecific scent marks by foraging bumblebees and honeybees. *Animal Behaviour*, 62, 1: 183–189
- Stout J.C., Allen J.A., Goulson D. 1998. The influence of relative plant density and floral morphological complexity on the behaviour of bumblebees. *Oecologia*, 117, 4: 543–550
- Stout J.C., Allen J.A., Goulson D. 2000. Nectar robbing, forager efficiency and seed set: Bumblebees foraging on the self incompatible plant *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae). *Acta Oecologica*, 21, 4: 277–283
- Svensson B., Lagerlöf J., Svensson B.G. 2000. Habitat preferences of nest-seeking bumble bees (Hymenoptera: Apidae) in an agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 77, 3: 247–255
- Šima P., Smetana V. 2009. Current distribution of the bumble bee *Bombus haematurus* (Hymenoptera: Apidae, Bombini) in Slovakia. *Klepalekiana*, 45: 209–212
- Takahashi J., Itoh M., Shimizu I., Ono M. 2008. Male parentage and queen mating frequency in the bumblebee *Bombus ignitus* (Hymenoptera: Bombinae). *Ecological Research*, 23, 6: 937–942
- Takahashi J., Martin S.J., Ono M., Shimizu I. 2010. Male production by non-natal workers in the bumblebee, *Bombus deuteronymus* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Ethology*, 28, 1: 61–66
- Tarman K. 1992. Osnove ekologije in ekologija živali. Ljubljana, Državna Založba Slovenije: 547 str.

- Teppner H. 2010. Flower Visitation of *Bombus haematurus* Kriechbaumer 1870 (Hymenoptera, Apidae) in Graz, Styria. *Linzer Biologische Beitrage*, 42,1: 89–94
- Teras I. 1976. Flower visits of bumblebees, *Bombus* Latr. (Hymenoptera, Apidae), during one summer. *Annales Zoologici Fennici*, 13: 200–232
- Thomas C.D., Hanski I. 1997. Butterfly Metapopulations. V: *Metapopulation Biology: ecology, genetics, and evolution*. Hanski I., Gilpin M.E., (eds.). San Diego, Academic Press: 359–386
- Thomson D. 2004. Competitive interactions between the invasive European honey bee and native bumble bees. *Ecology*, 85, 2: 458–470
- Thomson J.D., Peterson S.C., Harder L.D. 1987. Response of traplining bumble bees to competition experiments: shifts in feeding location and efficiency. *Oecologia*, 71, 2: 295–300
- Törnar T. 2015. Poznosezonska bera pri domači čebeli (*Apis mellifera*) in pri čmrljih (*Bombus*). Diplomsko delo. Maribor, Fakulteta za naravoslovje in matematiko: 54 str.
- Vidmar M. 2000. Življenje čmrljev (ustanovitev nove čmrlje družine in vpliv nematoda *Sphaerularia bombi*). *Veterinarske novice*, 26: 419–422
- Walther-Hellwig K., Frankl R. 2000. Foraging distances of *Bombus muscorum*, *Bombus lapidarius*, and *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). *Journal of Insect Behavior*, 13, 2: 239–246
- Walther-Hellwig K., Fokul G., Frankl R., Büchler R., Ekschmitt K., Wolters V. 2006. Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie*, 37, 5: 517–532
- Weidenmüller A., Kleineidam C., Tautz J. 2002. Collective control of nest climate parameters in bumblebee colonies. *Animal Behaviour*, 63, 6: 1065–1071
- Westphal C., Steffan-Dewenter I., Tschardt T. 2006. Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia*, 149, 2: 289–300
- Westphal C., Steffan-Dewenter I., Tschardt T. 2009. Mass flowering oilseed rape improves early colony growth but not sexual reproduction of bumblebees. *Journal of Applied Ecology*, 46, 1: 187–193
- Williams P.H. 1982. the distribution and decline of British bumble bees (*Bombus* Latr.). *Journal of Apicultural Research*, 21, 4: 236–245
- Williams P.H. 1985. A preliminary cladistic investigation of relationships among the bumble bees (Hymenoptera, Apidae). *Systematic entomology*, 10: 239–255
- Williams P.H. 1988. Habitat use by bumble bees. *Ecological Entomology*, 13: 223–237

- Williams P.H. 1991. The bumble bees of the Kashmir Himalaya (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Entomology)*, 60, 1: 1-204
- Williams P.H. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. *Proceedings of the Royal Society of London (B)*, 263: 579-588
- Williams P.H. 1998. An annotated checklist of bumble bees with an analysis of patterns of description (Hymenoptera: Apidae, Bombini). *Bulletin of The Natural History Museum (Entomology)*, 67: 79-152
- Williams P.H. 2005. Does specialization explain rarity and decline among British bumblebees? A response to Goulson et al. *Biological Conservation*, 122, 1: 33-43
- Williams P.H., Cameron S.A., Hines H.M., Cederberg B., Rasmont P. 2008. A simplified subgeneric classification of the bumblebees (genus *Bombus*). *Apidologie*, 39, 1: 46-74
- Williams P.H., Osborne J.L. 2009. Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*, 40, 3: 367-387
- Wilms J., Eltz T. 2008. Foraging scent marks of bumblebees: footprint cues rather than pheromone signals. *Naturwissenschaften*, 95, 2: 149-153
- Wraber M. 1969. Pflanzengeographische Stellung und Gliederung Sloweniens. *Vegetatio*, 17: 176-199
- Wolf S., Moritz R.F.A. 2008. Foraging distance in *Bombus terrestris* L. (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie*, 39, 4: 419-427

Drugi viri:

- Digitalna vektorska karta gozdnih sestojev v Sloveniji, 2012. Zavod za gozdove Slovenije.
- Gozdnogospodarski načrt gozdnogospodarskega območja Kočevje (2011 – 2020). 2012. Zavod za gozdove Slovenije, Območna enota Kočevje
- Odredba o določitvi normativov za dela v gozdovih. Uradni list RS št. 11-512/1999
- Pravilnik o gozdnogospodarskem načrtu gozdnogospodarske enote Grčarice (2005-2014). Uradni list RS št. 21-995/2007
- Pravilnik o načrtih za gospodarjenje z gozdovi in upravljanje z divjadjo. Uradni list RS št. 91-4838/2010

ZAHVALA

Hvala mentorju prof. dr. Ivan Kosu za sproženje prvega navdušenja nad čmrlji. Bombofilija se je začela že z načrtovanjem diplomskega dela... in v vseh teh letih ni zamrla, temveč se je le razvijala... Hvala za ideje, za potrpežljivost in širši pogled.

Hvala komisiji za pregled osnutka in pripombe, zaradi katerih je končno delo mnogo boljše.

Hvala vsem, ki ste mi v teh (dolгих) letih nosili čmrlje, me spraševali po njih...

Hvala sodelavcem za spodbudo, malice in dobro počutje, hvala Danilo, Maša, Daša, Polona, Nastja, Tomaž. Maša hvala za vse jutranje kavice, ki so me držale pokonci in neomajno vero (vero??) vame. Danilo hvala za potrpežljivost in pomoč na vseh možnih koncih.

Hvala Iskri, ki me je spremljala na vseh vzorčenjih, delila sva si navdušenje nad gozdom, medvedi in sendviči.

Hvala Veri, Ronji, Lejli in Svitlu, ker ste.

Hvala staršem za spodbudo in podporo v vseh letih, ko je moja navdušenost za čmrlje že prerasla v bombologijo.

Hvala Alexandri Elbakyan, ki je z željo po znanosti, dostopni vsem, tudi meni omogočila dostop do vseh člankov, ki sem si jih zaželel (sci-hub.io).

Hvala Veri, ker si prenašala mene, mojo zdaj že globoko razvito bombomanijo in čmrlje na vsakem vogalu, žive, ki so leteli iz ne-v-te namene-predvidenih omar, ter tistih, ki so čakali na določanje v vseh mogočih kozarčkih v omarah, hladilnikih, zamrzovalnikih (ne vem zakaj preteklik, še vedno imava v zamrzovalniku nekaj »ta najbolj zanimivih«). Hvala, ker si vedela in še vedno veš, kdaj rabim brco in kdaj prijazno besedo in kdaj citat od Jordana.