

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Fakulta zemědělská a technologická**

**RNDr. Radmila Čapková Frydrychová, Ph.D.**

**Včela medonosná a její fyziologické parametry jako modelový systém  
pro hodnocení přirozené rovnováhy v krajině**

**Habilitační práce**

**České Budějovice**  
**2024**

## **Poděkování**

Na tomto místě bych ráda poděkovala kolegům a spoluautorům publikací, avšak z nich na prvním místě členům mého týmu RNDr. Michale Sábové, Ph.D., Mgr. Justině Koubové a Mgr. Miloslavu Brejchovi, bez nichž by realizace projektů, na nichž stavím svou habilitační práci, nebyla možná. Jsem jim velmi vděčná a velmi si jich vážím.

## **OBSAH**

---

|                                                                                                                     |           |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>ÚVOD .....</b>                                                                                                   | <b>8</b>  |
| <b>LITERÁRNÍ PŘEHLED.....</b>                                                                                       | <b>9</b>  |
| Dopady lidské činnosti na včelu medonosnou, hmyzí opylovače a obecně diverzitu hmyzu.....                           | 9         |
| Globální oteplování: Hrozba pro přírodní rozmanitost, ekosystémovou stabilitu a hmyzí populace.....                 | 11        |
| Fyziologie včely medonosné jako eusociálního hmyzu.....                                                             | 12        |
| Kastovní diferenciaci, věkový polyteismus a rychlost stárnutí včel jsou potravně regulovány.....                    | 14        |
| Endokrinní nastavení včel reguluje fyziologii jednotlivých včel i chod včelstva....                                 | 14        |
| Endokrinní signalizace ovlivňuje sociální rozložení kolonie.....                                                    | 16        |
| Behaviorální plasticita spolu s endokrinologií včel jsou řízeny feromony.....                                       | 17        |
| Biogenní aminy jako intermediátory mezi behaviorální plasticitou a sezónními environmentálními vlivy.....           | 18        |
| Různorodost pylu jako klíčový faktor kastovní diferenciaci a prosperity včelstva...                                 | 19        |
| Včelí superorganismus jako bioindikátor změn v krajině a prostředí.....                                             | 21        |
| <b>PŘEHLED PUBLIKAČNÍCH VÝSTUPŮ.....</b>                                                                            | <b>22</b> |
| <b>VÝSTUPY PRÁCE.....</b>                                                                                           | <b>24</b> |
| Telomeráza jako marker dlouhověkosti a fitness.....                                                                 | 24        |
| Telomeráza jako součást životní strategie druhu.....                                                                | 26        |
| Telomeráza jako součást strategie druhu přežít zimní klidové období.....                                            | 28        |
| Endokrinní nastavení včel dle sezónních změn ve fotoperiodě a teplotě.....                                          | 29        |
| Nutriční skladba ovlivňuje hladinu vitellogeninu a další fyziologické parametry ....                                | 31        |
| Integrovaný modelový systém k monitoringu kolektivního chování včel v jejich reakci na environmentální faktory..... | 32        |
| <b>ZÁVĚR.....</b>                                                                                                   | <b>35</b> |
| <b>SEZNAM LITERATURY.....</b>                                                                                       | <b>36</b> |
| <b>PŘÍLOHY K PUBLIKAČNÍM VÝSTUPŮM.....</b>                                                                          | <b>50</b> |
| Příloha 1 .....                                                                                                     | 52        |

|                  |     |
|------------------|-----|
| Příloha 2 .....  | 62  |
| Příloha 3 .....  | 69  |
| Příloha 4 .....  | 78  |
| Příloha 5 .....  | 88  |
| Příloha 6 .....  | 94  |
| Příloha 7 .....  | 118 |
| Příloha 8 .....  | 129 |
| Příloha 9 .....  | 139 |
| Příloha 10 ..... | 147 |
| Příloha 11 ..... | 161 |
| Příloha 12 ..... | 173 |
| Příloha 13 ..... | 186 |

## ÚVOD

---

Včela medonosná (*Apis mellifera*), přestože člověkem obhospodařována po tisíce let, žije v těsném sepijetí s přírodou a je tak pomyslným prostředníkem mezi lidskou společností a krajinou. S ohledem na charakter lidského působení v krajině, včelu, jako našeho souputníka, můžeme vidět v krajině přirozené, taktéž krajině kulturní, ale také v krajině narušené či dokonce v krajině lidskou činností zdevastované. Přesto, že z laického pohledu je v souvislosti se včelou medonosnou viděna především její produkce medu, nejvýznamnější role včely je zcela jistě její role opylovače. Včela totiž je nejen celosvětově nejcennějším opylovačem zemědělských plodin, ale svou opylovací funkcí je také důležitým elementem pro udržení přírodní rozmanitosti (Hung et al. 2018). Nicméně habilitační práce představuje včelu ještě v jiné, dodatečné roli, a tou je, eufemisticky řečeno, role informátora člověka o stavu přirozené rovnováhy v krajině.

## LITERÁRNÍ PŘEHLED

---

Včela medonosná je druhem organismu, který v historii prokázal svůj velký adaptační potenciál. Předpokládá se, že předek včely medonosné vznikl v Asii a z tohoto regionu se rozšířil do různých oblastí. Přirozenou migrací se včela dostala do Afriky a Evropy, a odtud byla později lidmi zavlečena do dalších částí světa, tedy do Severní a Jižní Ameriky a Austrálie. V průběhu tisíců let se včely přizpůsobily různým klimatickým a geografickým podmínkám a tak dnes existuje několik poddruhů včely medonosné, přizpůsobených různým prostředím (Han et al. 2012).

*A. mellifera* zahrnuje 33 poddruhů, původně se vyskytujících v Africe (11 poddruhů), západní Asii a na Blízkém východě (9 poddruhů) a Evropě (13 poddruhů). Nadto, včela mezi jednotlivými poddruhy vykazuje široké spektrum přechodových podtypů. Jednotlivé podtypy jsou často vázané na specifitu daného geografického umístění a vykazují gradient změn v morfometrických a molekulárních charakteristikách typických pro jednotlivé poddruhy, přičemž, vzhledem k absenci přirozených izolačních mechanismů, je mezi jednotlivými poddruhy předpokládán konstantní genetický tok (Ilyasov et al. 2020).

### **Dopady lidské činnosti na včelu medonosnou, hmyzí opylovače a obecně diverzitu hmyzu**

---

Vzhledem k široké škále geografického rozšíření, rozmanitým ekotypům a genetické rozmanitosti se u včely medonosné předpokládá značná fyziologická i genetická plasticita, která adaptaci tohoto druhu k novým podmínkám prostředí v průběhu evoluce umožnila (Han et al. 2012).

Navzdory vysokému adaptačnímu potenciálu se zdravotní stav včelstev ale v posledních 20 letech začal celosvětově zhoršovat, zvyšují se ztráty včelstev, a to i překvapivě v letních obdobích, a množí se případy náhlého kolapsu včelstev (Brodschneider et al. 2018; Insolia et al. 2022; Rajagopalan et al. 2024; Requier et al. 2024). Zvláštním fenoménem úbytku včel je náhlé zhroucení včelstva (colony collapse disorder, CCD), projevující se jako náhlá ztráta včelstva, kdy většina dělnic v kolonii náhle zmizí a zanechá za sebou včelí matku, nevyužité zásoby potravy a vyvíjející se včelí plod. Fenomén CCD byl prvně rozpoznán na konci 90. let, ale do širšího povědomí se dostal až v roce 2006, kdy došlo k dramatickému nárůstu tohoto jevu v USA; krátce na to byl stejný jev pozorován na evropském kontinentu

a posléze v některých asijských i afrických zemích (Evans et al. 2009; Vanengelsdorp et al. 2009).

Vedle ztrát včelstev *A. mellifera* jsou v posledních desetiletích hlášeny i poklesy přirozených populací hmyzích opylovačů, jako jsou především motýli a vedle *A. mellifera* také další druhy z taxonu Anthophila, který zahrnuje asi 20 000 druhů včel a čmeláků a pojímá ty nejdůležitější hmyzí opylovače (Potts et al. 2010; Powney et al. 2019; Ulyshen et Horn 2023). Na základě dat z Global Biodiversity Information Facility byl právě u taxonu Anthophila mezi lety 1990 až 2015 pozorován 25% pokles druhové bohatosti (Zattara et Aizen 2021). Obdobná situace se týká i dalších hmyzích druhů (tj. „neopylovačů“). Navíc, krom toho, že jsou pozorovány úbytky na úrovni druhů či taxonomických skupin, jsou hlášeny poklesy v celkové biomase hmyzu, s tím, že pro hodnocení funkčnosti ekosystému jsou poklesy v biomase vnímány jako směrodatnější než ztráty jednotlivých taxonů. Např., studie mapující změny entomofauny v průběhu 27 let na 96 rozličných lokalitách na území Německa potvrdila 80% úbytek biomasy létajícího hmyzu v letním období, a to bez ohledu na typ lokality (Hallmann et al. 2017). Na alarmující pokles diverzity hmyzu upozorňuje navíc studie, která mapovala druhovou bohatost a množství hmyzích opylovačů v člověkem relativně nedotčených oblastech. V rámci této studie byl za posledních 15 let pozorován 39% pokles v druhové bohatosti a 63% pokles v hojnosti u různých druhů včel. Mimo to, byl pozorován i 58 % pokles v hojnosti motýlů (Ulyshen et Horn 2023).

Pozorovaný pokles hmyzu v posledních desetiletích lze chápat jako dramatický a lze se domnívat, že ztráta rozmanitosti a množství hmyzu vyústí v kaskádové efekty v potravních řetězcích a ve výsledku ohrozí klíčové ekosystémové služby.

Předpokládá se, že důvody ztrát člověkem chovaných včelstev a poklesu přirozených hmyzích populací jsou multifaktoriální, avšak ve skrze antropogenního charakteru (Spivak et al. 2011; Smith et al. 2013; Hristov et al. 2020; Insolia et al. 2022). V první řadě se zde předpokládá negativní dopad intenzivního zemědělství, které je spojeno s neúměrnou aplikací agrochemikálií a výsadbou monokultur, dále je zohledněna ztráta přirozených ekosystémů. Co se týče včely medonosné, jako jeden z negativních faktorů úbytků je také nevhodná včelařská praxe a dále působení včelích patogenů. Jako nejproblematictější včelí patogen je v současné době vnímán parazitický roztoč *Varroa destructor*, původně se vyskytující v Asii a introdukovaný do Evropy v 2. polovině 20. století, a dále virové

infekce, jejichž vektorem je právě *V. destructor*. Nicméně, jako zcela bezprecedentní lze v ohledu úbytku hmyzu vnímat vliv změny klimatu (Insolia et al. 2022; Landaverde et al. 2023; Rajagopalan et al. 2024).

### **Globální oteplování: Hrozba pro přírodní rozmanitost, ekosystémovou stabilitu a hmyzí populace**

---

Udává se, že od průmyslové revoluce celosvětově vzrostla průměrná teplota o přibližně 1 °C, s tím, že k nejvýraznějším nárůstům došlo po roce 1970, přičemž setrvalý teplotní nárůst je očekáván i v dohledných letech. Předpokládá se, že do roku 2030 vzroste teplota nad 1,5 °C, což je hraniční hodnota, která dle vyjádření Mezivládního panelu pro změnu klimatu, povede k trvalým a v některých případech nevratným změnám v některých ekosystémech (Franklin et al. 2019). Globální změna klimatu je významnou hrozbou jak pro biodiverzitu a stabilitu přirozených ekosystémů, tak fungování zemědělských ekosystémů a produkci řady zemědělských komodit. Dopady globálního oteplování jsou nepřehledné (Parmesan et Yohe 2003), avšak obecným jevem je zde narušení interakce mezi rostlinami a jejich opylovači, a to skrze jejich biologické načasování (Trunschke et al. 2024).

Fenologické události rostlin, tj. změny v růstových a vývojových fázích rostlin během roku, jsou řízeny či případně silně ovlivňovány sezónními a klimatickými podmínkami, jako je teplota, vlhkost, expozice slunečnímu záření a délka dne (Bartomeus et al. 2011; Nurnberger et al. 2018; Cane 2021). Podobnými faktory je řízena i fenologie opylovačů, přičemž, s ohledem na včelu medonosnou, se to týká především produkce a nástupu přezimující generace včel, podzimního a zimního útlumu v rozvoji včelstva, a naopak rychlého rozvoje včelstva v předjaří či časném jaru s jeho maximalizací v období letního slunovratu (Wilson 1971). Se změnou ve fenologii opylovačů souvisí však také změny v jejich letové a sběrací aktivitě, což jsou právě změny, které ve výsledku vedou k narušené interakci mezi opylovačem a rostlinou (Ogilvie et Forrest 2017). Totiž, posun ve fenologii rostlin snižuje opylovačům dostupnost jejich potravy, tj. nektaru (jako zdroje cukrů) a pylu (jako zdroje proteinů) (Toth et Robinson 2005). A protože, co se týče včely medonosné, rozvoj včelstva spolu s její sběrací aktivitou jsou úzce navázány na dostatečnou dostupnost potravy v krajině, mohou změny ve fenologii včel, zejména v zemědělské krajině, recipročně vést k nedostatečné opylovací kapacitě. Ku příkladu, ve Velké Británii bylo vysledováno, že první termíny v kvetení rostlin se posouvají v průměru o 5,4 dne za



desetiletí (Büntgen et al. 2022). Naproti tomu u včel byl v rámci USA za posledních 130 let zaznamenán posun o 10,4 dne, s tím, že nejvýraznější nárůsty byly pozorovány právě od roku 1970, tedy paralelně s nejvýraznějšími nárůsty globálního oteplování (Bartomeus et al. 2011). Díky ekologické provázanosti, a to zejména skrze potravní řetězce, se problém narušené interakce mezi opylovačem a rostlinou dotýká celých ekosystémů, s tím, že i úbytek jednoho opylovače může potenciálně vést ke kaskádovému efektu v celé síti interakcí systému a výslednému narušení jeho stability a funkčnosti (Malhi et al. 2020). S ohledem na interakci mezi rostlinami a jejich opylovači, je vedle poklesu hmyzích opylovačů hlášen také výrazný pokles druhové diverzity hmyzosnubných rostlin, na rozdíl od těch větrosnubných, jejichž rozmanitost zůstává nedotčena (Potts et al. 2010; Ehlers et al. 2021). Dále, je třeba zdůraznit, že pokles přirozených opylovačů s sebou nese jen dopady na biodiverzitu přírodních ekosystémů, ale výrazně také ovlivňuje zemědělskou produkci (Garibaldi et al. 2011). Tedy, snížení počtu přirozených opylovačů může vést k poklesu výnosů a tím i ohrožení potravinové bezpečnosti a ekonomiky zemědělství.

Na druhou stranu lze předpokládat, že v určitých geografických či klimatických regionech vzájemný posun ve fenologii rostlin a opylovačů nebude dramatický či časem povede ke vzájemné adaptaci a stabilizaci systému, i když, rychlejší stabilizaci lze očekávat v systémech přirozenějších a zdravějších (Franklin et al. 2019). V tomto ohledu je ale třeba dále připomenout přidružený efekt změny klimatu, a to jsou časté výkyvy počasí a extrémní povětrnostní jevy, zejména srážkové a teplotní, ale i teplotní a srážková nepravidelnost v sezónních cyklech. Tyto stěží předvídatelné jevy jsou dalším hrubým dopadem na stabilitu ekosystémů, ale i zemědělskou produkci, s tím, že dopad těchto jevů na rovnováhu ekosystémů je taktéž stěží předvídatelný (Parmesan et Yohe 2003).

Každopádně, efekt klimatických změn na hmyzí opylovače je komplexní. Jedná se o (1) vliv nedostatku zdrojů potravy či přístupu k potravě, a to následkem fenologických změn, extrémních povětrnostních jevů či úbytku vhodných rostlinných druhů, (2) vliv změny biotopu, např. při úbytku vhodných míst ke hnízdění, (3) vliv celkové nerovnováhy v ekosystému, vedoucí např. k nadbytku predátorů či vyššímu tlaku ze strany patogenů (Parmesan et Yohe 2003). Celkově lze konstatovat, že všechny uvedené faktory přispívají k negativním změnám na úrovni fyziologie hmyzu, které vedou k poruchám vnitřní homeostáze a zvýšené náchylnosti daných jedinců k environmentálnímu tlaku, a co se týče včely medonosné navíc i k porušení stability ve fungování včelstva.

## Fyziologie včely medonosné jako eusociálního organismu

---

Včela medonosná je zástupcem eusociálních druhů hmyzu. Eusocialita, která je nejtěsnějším a nejkompexnějším stupněm sociální organizace, je definovaná přítomností odlišných reprodukčních a nereprodukčních kast, překrýváním generací a kooperativní péčí o potomstvo v rámci kolonie (Crespi et Yanega 1995). Přesto, že eusociální druhy hmyzu jsou taxonomicky vzácné (pouze 2 % druhů hmyzu je eusociálních), mají značný ekologický význam. Totiž, přibližně 50 % světové hmyzí biomasy je zastoupeno právě eusociálními druhy hmyzu (Engels 1990; Kocher et Paxton 2014).

Včela medonosná, podobně jako mravenci nebo termiti, představuje druh s pokročilou eusociální strukturou, u níž jsou kolonie velké a trvalé, a jedinci jsou morfologicky, fyziologicky a behaviorálně diferencováni na reprodukční (v případě včely je to včelí matka, lidově označována jako královna, a trubec) a nereprodukční (v případě včely je to dělnice). Nereprodukční kasta vykazuje tzv. věkový polyetismus, tedy dělbu práce určenou v závislosti na stáří jedinců (Wilson 1971; Sherman et al. 1994; Hölldobler et Wilson 2009; Engel 2012).

S ohledem na věkový polyetismus existují dvě základní věkové kategorie včel – mladušky (včely mladší zhruba tří týdnů) a létavky (včely starší cca tří týdnů). Mladušky jsou úlové včely, které obstarávají péči o včelí matku, včelí plod (tj. larvy) a údržbu včelího díla a zpracování potravy. Létavky jsou včely zajišťující sběr nektaru, pylu a vody (Wilson 1971). Přejít včely z mladušky na létavku je doprovázen změnami na její behaviorální úrovni, společně s významnými fyziologickými změnami, včetně endokrinního nastavení, reorganizace centrální nervové soustavy a změn v genové expresi (Johnson 2010). Věkový polyetismus je však charakteristický hlavně pro letní generaci včel, které se líhnou přibližně od března do začátku srpna. Naopak zimní dělnice, které se líhnou na konci léta a jejich hlavním úkolem je udržet včelstvo přes zimu až do jara, pracují bez specifických úkolů (Johnson 2003).

Mezi zmíněnými skupinami včel jsou rozdíly v délce života a rychlosti stárnutí. Letní včely žijí průměrně čtyři až pět týdnů, přičemž jejich stárnutí se výrazně zrychluje po přechodu z mladušky na létavku. Naopak u zimních včel je proces stárnutí zpomalen, což jim umožňuje žít osm až devět měsíců. Včelí matka se může dožít až šesti, v některých případech dokonce osmi let. Jak detailněji vysvětlím dále v textu, věkový polyetismus včel a rozdíly v míře jejich stárnutí a dožití jsou do značné míry regulovány signály odrážejícími

momentální stav a potřeby včelstva, avšak také vyvěrajícími v reflexi rozličných environmentálních podnětů (Münch et Amdam 2010; Amdam 2011; Dixon et al. 2014; Seeley 2014).

### **Kastovní diferenciaci, věkový polyetismus a rychlost stárnutí včel jsou potravně regulovány**

---

Kastovní diferenciaci, tj. vývoj včelí matky na straně jedné a včelích dělnic na straně druhé, a také tranzice mladušek do pozic létavek jsou regulovány přísunem specifické potravy. Co se týče kastovní diferenciaci, ta je primárně spouštěná typem potravy, která je podávána vyvíjejícím se larvám. Vývoj včelí matky je indukován potravou založenou výhradně na mateří kašičce, která nadto je larvám podávána ad libitum. V porovnání s tím, vývoj dělnic je spouštěn směsí mateří kašičky, pylu a medu a tím, že potrava je larvám podávána jen v omezeném množství. Je třeba zdůraznit, že s velkou pravděpodobností mateří kašička neobsahuje žádnou speciální substanci, která k vývoji včelí matky vede. Předpokládá se však, že za schopností indukovat vývoj matky stojí specifická nutriční skladba, kterou mateří kašička poskytuje (Amdam et Omholt 2002; Kamakura 2011; Buttstedt et al. 2014).

Co se týče potravy mladušek, tak ty jsou živeny primárně pylem, tj. proteinově bohatou potravou, která udržuje jejich specifické fyziologické, a tím behaviorální nastavení (detaily viz dále v textu). Naproti tomu potrava létavek či zimních včel je založena především na přísunu cukrů z nektaru jako hlavního energetického zdroje pro jejich energeticky náročnou letovou aktivitu či vývin tepla třesovou termogenezi v zimním chomáči (Wilson 1971).

Ve všech zmíněných případech však nutriční charakter potravy iniciuje specifické změny v endokrinním nastavení včel (Toth et Robinson 2005; Formesyn et al. 2014; Slater et al. 2020).

### **Endokrinní nastavení včel reguluje fyziologii jednotlivých včel i chod včelstva**

---

Endokrinní nastavení při regulaci kastovní diferenciaci a věkového polyetismu primárně zohledňuje nutriční status včel. Mezi hlavní endokrinní determinanty u včel patří následující proteiny či jejich signální dráhy:

**Juvenilní hormon** je významný hmyzí hormon, známý především pro svou úlohu v regulaci nástupu metamorfózy (tj. přeměny larvy v dospělého jedince skrze vývojové

období kukly). Juvenilní hormon v závislosti na působení environmentálních faktorů řídí široké spektrum fyziologických procesů (Wyatt 1996; Dubrovsky 2005; Jindra et al. 2013). Podílí se na regulaci vývoje vaječníků, sexuálním dozrávání, produkci feromonů, diapauze, imunitě, délce života a u sociálního hmyzu také na kastovní diferenciaci. Juvenilní hormon je syntetizovaný pod kontrolou neurohormonů allatotropinů a allatostatinů v corpora allata, tedy párové endokrinní žláze umístěné blízko mozku. Role juvenilního hormonu v regulaci kastovního systému je u včel zcela klíčová (Amdam et al. 2003, 2004, 2005; Keller et Jemielity 2006). V larválních stádiích, nižší hladiny juvenilního hormonu vedou k vývoji dělnic, zatímco zvýšené hladiny podporují vývoj včelí matky. Naproti tomu, u dospělých matek jsou hladiny juvenilního hormonu v porovnání s dělnicemi velmi nízké. Co se týče dělnic, hladina juvenilního hormonu narůstá s věkem a u včel působí gerontogenně, tedy posiluje proces stárnutí, dále také potlačuje imunitní reakce a rezistenci vůči stresu. Rovněž, zvýšené hladiny juvenilního hormonu u mladušek indukují jejich tranzici v létavky. Oproti letním včelám, je u zimních dělnic hladina juvenilního hormonu nízká. Hladiny juvenilního hormonu u dělnic jsou potlačovány příjmem potravy, která je bohatá na proteiny, tj. pyl (Robinson 1987, 2009; Fahrbach et Robinson 1996; Jassim et al. 2000; Elekonich et al. 2001).

**Vitellogenin** je významný protein ovlivňující kastovní diferenciaci a dlouhověkost. Krom toho, že vitellogenin je prekurzorem zásobního žloutkového proteinu, plní navíc celou řadu dalších významných funkcí (Libbrecht et al. 2013; Corona et al. 2016; Eyer et al. 2017). Je tvořen v tukovém tělese, odkud je uvolňován do hemolymfy, s tím, že u včelí matky tvoří až 70 % všech proteinů hemolymfy. Na rozdíl od gerontogenního vlivu juvenilního hormonu, efekt vitellogeninu je u včel omlazující, tedy potlačuje efekty a míru stárnutí, taktéž posiluje imunitní reakce a chrání proti oxidačnímu stresu. Krom toho, vitellogenin potlačuje produkci juvenilního hormonu (Amdam et al. 2004; Havukainen et al. 2013; Münch et al. 2015; Wu et al. 2018). Produkce vitellogeninu je stimulovaná potravou bohatou na proteiny, tj. pyl (Wang et Li-Byarlay 2015). Zvýšené hladiny vitellogeninu jsou tak právě nacházeny u mladušek, s tím, že k jeho poklesu dochází při jejich přechodu na pozici létavek. Vyšší hladiny vitellogeninu jsou také u dlouhověké zimní generace a velmi vysoké hladiny vitellogeninu jsou u včelích matek. U včelích matek je hladina vitellogeninu zvýšená až 300x. Předpokládá se, že vitellogenin hraje významnou roli v udržování rozdílu délky života u včel (Amdam et al. 2003; Piulachs et al. 2003; Guidugli et al. 2005).

**Ekdysteroidy**, zejména 20-hydroxyekdyson (20E), jsou steroidní hormony, které regulují růst a metamorfózu během larválních fází a také hrají klíčovou roli v kastovní diferenciaci. Při vývoji včelí matky hormon 20E spolupracuje s dráhou insulinové signalizace a dráhou TOR (target of rapamycin) (Robinson et al. 1991; Barchuk et al. 2002; Harris et Lawrence 2003; Mutti et al. 2011a; Wheeler et al. 2014).

**Dráha TOR (target of rapamycin) a insulinová signalizace** jsou evolučně konzervované dráhy. Obě dráhy regulují růst larvy na základě dostupnosti živin. Zatímco insulinová dráha reaguje na hladinu glukózy, dráha TOR monitoruje stav růstových faktorů (jako je IGF-1 – insulin growth factor 1), insulinu a živin, jako jsou aminokyseliny, glukóza a mastné kyseliny. Podobně jako juvenilní hormon, zvýšená aktivita dráhy TOR a insulinové signalizace v dospělosti mají gerontogenní účinek (Patel et al. 2007; Mutti et al. 2011b; Wheeler et al. 2014).

Uvedené signální dráhy jsou klíčovými determinanty kastovní diferenciaci. Při larválním vývoji včelí matky je aktivita TOR, juvenilního hormonu a insulinové dráhy zvýšená, což mimo jiné také přispívá k rychlejšímu larválnímu vývoji včelí matky oproti dělnicím (16 dní versus 21 dní) a k vývinu většího těla. A pokud dojde, např. po experimentálním zásahu, v průběhu larválního vývoje ke snížení aktivity zmíněných faktorů, vede to k zastavení vývoje matky a indukci vývoje dělnice. U dospělé včelí matky jsou aktivity zmíněných faktorů snižované, a naopak je zvýšená hladina vitellogeninu (Patel et al. 2007; Mutti et al. 2011b; Libbrecht et al. 2013; Wheeler et al. 2014).

Na základě dostupných informací se tedy jeví, že dlouhověkost včelích matek a zimních včel souvisí s útlumem aktivity gerontogenně působících endokrinních determinantů, a naopak se zvýšenou aktivitou vitellogeninu.

### **Endokrinní signalizace ovlivňuje sociální rozložení kolonie**

---

Přechod včel ze stádia mladušek na pozice létavek je spojen se zvýšením markerů senescence, jako je pokles hladin vitellogeninu a naopak zvýšení titru juvenilního hormonu a posílení insulinové signalizace (Amdam et Omholt 2002; Amdam 2011). Krom toho, ke změnám na úrovni endokrinní signalizace dochází při nerovnováze věkové skladby včelstva, tedy sociálním kontextem. Např., pokud je ve včelstvu nedostatek mladušek, dochází ke snížené produkci juvenilního hormonu u stávajících mladušek, a tím ke zpomalení jejich stárnutí a prodloužení jejich života a také k jejich pozdějšímu přechodu

na pozice létavek. Dále, k podobnému poklesu hladiny juvenilního hormonu dochází i u části létavek, které se následkem toho vrací zpátky na pozice mladušek. Jedná se o jev označovaný jako reverze létavek na mladušky. Reverze létavek na mladušky je doprovázená změnami na behaviorální úrovni, avšak také přeprogramováním na úrovni fyziologické, biochemické i genové exprese (Robinson 1992; Taylor et al. 1992; Amdam et al. 2005; Rueppell et al. 2007; Herb et al. 2012). U těchto včel mimo jiné dochází k obnově hypofaryngeálních žláz, poklesu hladiny juvenilního hormonu, a naopak zvýšení hladiny vitellogeninu. Z fyziologického pohledu de facto dochází k omlazení včel a prodloužení jejich života. Prodloužená délka života je také pozorována u reprodukčních dělnic v bezmatečných včelstvech, tj. včelstvech bez matky (Guidugli et al. 2005; Amdam 2011). Pozoruhodné prodloužení průměrné délky života z šesti týdnů na cca osm měsíců je spojeno se zimními včelami, a to jako jejich adaptace na chladná období, kdy jsou potravní zdroje, klíčové pro růst a reprodukci kolonie, omezené. V souladu s prodlouženou délkou života mají zimní včely vysoké hladiny vitellogeninu a nízké hladiny juvenilního hormonu (Mattila et al. 2001; Amdam et Omholt 2002; Doke et al. 2015; Kuszewska et al. 2017; Kunc et al. 2019).

Celkově to dokládá, že dynamičnost včelstva a jeho adaptabilita k environmentálním výkyvům a stresovým podmínkám je založena především na behaviorální plasticitě včel umožňující celému včelstvu reorganizaci v jeho nastavené dělbě práce. Celý systém je poplatný endokrinnímu nastavení jednotlivých včel, tj. předně hladině juvenilního hormonu a vitellogeninu. Systém endokrinního nastavení v reakci na vnější podněty je znázorněn na Obr. 1.

### **Behaviorální plasticita spolu s endokrinologií včel jsou řízeny feromony**

---

Chod včelstva je udržován skrze feromon mandibulární žlázy matky (QMP), feromon mandibulární žlázy dělnic (WMP) a feromon včelího plodu (BP, feromon vylučovaný larvami). Zmíněné feromony klíčovým způsobem řídí behaviorální a fyziologické nastavení jednotlivých dělnic, které vedou ke změnám v nastavení celé kolonie, a to z hlediska rozdělení práce, sběrací aktivity nebo dokonce zrychlení/zpomalení stárnutí dělnic, přičemž hladina feromonů v kolonii ovlivňuje hladinu juvenilního hormonu v jednotlivých dělnicích (Kaatz et al. 1992; Mohammedi et al. 1996; Beggs et al. 2007; Smedal et al. 2009; Trhlin et Rajchard 2011; McQuillan et al. 2014; Eyer et al. 2017; Cardoso et al. 2020).

QMP, který se ve formě koncentračního gradientu šíří včelstvem, je informací o stávající velikosti včelstva. Je-li velikost včelstva malá, QMP dostatečným způsobem snižuje v dělnicích hladinu juvenilního hormonu. Tím ve včelstvu dochází ke snížené míře tranzice mladušek v létavky a taktéž snížené míře stárnutí dělnic (Kaatz et al. 1992; Pankiw et al. 1998b; Oreshkova et al. 2024). Při určitém množství plodu se skrze koncentraci BP, tím, že BP ve včelách posiluje růst hladiny juvenilního hormonu, ve včelstvu celkově stimuluje přechod mladušek v létavky a urychluje se míra stárnutí daných dělnic. Složení BP se navíc mění se stářím plodu. Ve své podstatě, koncentrace a složení BP je pro včelstvo informací o velikosti nadcházející generace dělnic, s tím, že s ohledem k této velikosti je uzpůsobena rychlost stárnutí stávajících dělnic (Pankiw et al. 1998a; Pankiw et al. 2002; Pankiw et al. 2004; Smedal et al. 2009; Alaux et al. 2010; Ma et al. 2019).

Celkově tedy, feromony řídí věkové rozložení včelstva, míru stárnutí dělnic a věkový polyetismus, a to vše s ohledem na velikost včelstva, množství plodu a věkovou strukturu, ale taktéž jako reakce na působení environmentálních vlivů, jako jsou typicky teplota, fotoperioda, výkyvy počasí a sezónní vlivy. Nicméně, jak vyplývá z vysoké provázanosti a komplexnosti celého systému, feromony, ač jsou často považovány za centrální řídicí jednotku včelstva, nejsou v žádném případě jednotkou autonomní, de facto jsou totiž samy řízeny (jak bude patrné z textu níže).

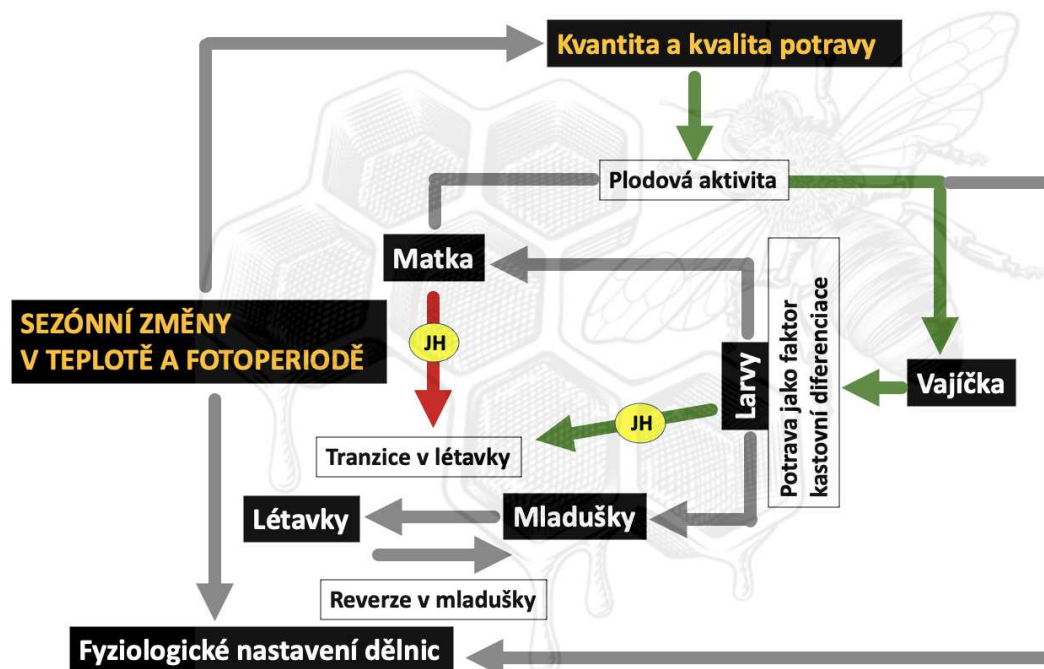
### **Biogenní aminy jako intermediátory mezi behaviorální plasticitou a sezónními environmentálními vlivy**

---

K otázce, jakým způsobem je působení feromonů reflektováno na úrovni chování jednotlivých včel, a potažmo chodu celé kolonie, dokládám, že juvenilní hormon zprostředkovává neurální plasticitu v houbových těliscích v mozku včel, a tím také změny na behaviorální úrovni (Evans 1980). Systém je založený na pozitivní interakci mezi hladinou juvenilního hormonu a hladinou biogenních aminů. Biogenní aminy, jako jsou dopamin, oktopamin a serotonin, fungující jako neurotransmitery a neuromodulátory, regulují expresi neurohormonů v cílových buňkách a ovlivňují tak chod včelstva (Dombroski et al. 2003). Ku příkladu, působení oktopaminu je spjato s tranzicí mladušek v létavky, s tím, že (1) oktopamin stimuluje syntézu juvenilního hormonu a (2) hladina oktopaminu v mozku je stimulována juvenilním hormonem (Kaatz et al. 1994; Schulz a Robinson 2001). Úrovně biogenních aminů u včel se mění sezónně. A protože biogenní aminy jsou syntetizovány ve střevě a jsou součástí tzv. GBA osy (the gut-brain axis, osa



střevo-mozek) (Carabotti et al. 2015), sezonní změny hladin biogenních aminů pravděpodobně odráží sezónní změny v nutričním stavu kolonie (Kaatz et al. 1994; Fährbach et Robinson 1996; Schulz et Robinson 2001; Beggs et al. 2007; Harano et al. 2008; Beggs et Mercer 2009; Hewlett et al. 2018).



**Obrázek 1.** Schématické znázornění fyziologického nastavení dělnic v závislosti na vnitřních a vnějších faktorech. Kastovní diferenciace je řízená potravou larev. Fyziologické nastavení dělnic je poplatné venkovní teplotě, fotoperiodě a feromonálnímu působení matky a plodu (tj. larev). Feromon matky snižuje v dělnicích hladinu juvenilního hormonu (JH), a tím inhibuje tranzici mladušek v létavky. Naopak, feromon plodu obecně hladinu juvenilního hormonu zvyšuje, a tím tranzici mladušek v létavky stimuluje. Dostupnost potravy v kombinaci s dostatečně vysokou teplotou zesiluje plodovou aktivitu matky. V případě nedostatku mladušek nastává reverze létavek na mladušky. Zelené šipky značí stimulační efekt, červené inhibiční efekt.

## Různorodost pylu jako klíčový faktor kastovní diferenciace a prosperity včelstva

Nutriční rozdíly v potravě, jak jsem vysvětlila výše, jsou klíčovým faktorem pro iniciaci procesu kastovní diferenciacce, tj. pro vývoj včelí matky versus dělnice. Nicméně, optimální nutriční skladba je také zásadní pro obecně zdravý vývoj dělnic a k tomu navázaný zdravotní stav celého včelstva.



Larvální vývoj včely medonosné je založen na dostatečném příjmu všech tří typů makroživin, tedy, bílkovin, sacharidů a lipidů. Jako sacharidy v potravě včel figurují monosacharidy a disacharidy, jako je glukóza, fruktóza, sacharóza, trehalóza a maltóza. Sacharidy jsou získávány z nektaru a jako energetický zdroj jsou klíčové zejména pro létavky a zimní včely (Crailsheim 1988; Woodring et al. 1993; Brodschneider et Crailsheim 2010). Hlavním zdrojem bílkovin je pro včely pyl, s tím, že esenciálními aminokyselinami jsou arginin, histidin, izoleucin, leucin, lyzin, methionin, fenylalanin, threonin, tryptofan a valin (Wang et Li-Byarlay 2015). Pyl je také zdrojem lipidů, stejně tak i mastných kyselin, avšak také zdrojem mikroživin, jako jsou vitamíny, minerály či aminokyseliny (Dobson 1988; Roulston et Cane 2018).

Požadavky na pyl jsou ve včelstvu věkově specifické. Včely začínají konzumovat pyl několik hodin po vylíhnutí, s tím, že maximální příjem pylu nastává zhruba 5 dní po vylíhnutí, a to v době, kdy včela přechází na funkci krmičky, s tím, že víceméně setrvalá spotřeba pylu je po celou dobu této její funkce, tj. po dobu zhruba 10 dní (Wang et Li-Byarlay 2015). S přechodem včely na další funkce u ní spotřeba pylu rychle klesá. Konzumace pylu u včel zastávajících roli krmiček, vede k nárůstu jejich hypofaryngeálních žláz, tj. žláz sloužících k výrobě mateří kašičky, ale také vede k produkci vitellogeninu či postupnému budování letových svalů (Wang et Li-Byarlay 2015).

Vitalita včel během larválního vývoje a později i během dospělého života je silně ovlivněna výživou právě v průběhu období larválního vývoje, a to především dostatkem a skladbou pylu (Rinderer et Rothenbuhler 1974; DeGrandi-Hoffman et al. 2010; Foley et al. 2012). V tomto ohledu se předpokládá vliv výživy na fenotyp jedinců skrze jejich epigenetické nastavení (Wang et Li-Byarlay 2015). Dostatečné množství a kvalita pylu jsou klíčové pro základní chod a rozvoj včelstva, délku života dospělých jedinců, odolnost vůči nemocem a celkově stresovým faktorům. Nicméně, živiny v pylu se mohou výrazně lišit v závislosti na rostlinných zdrojích, teplotě, vlhkosti a pH půdy, úrodnosti a typu krajiny. Například, obsah bílkovin v pylu může kolísat od 8 % do 40 % a obsah lipidů od 1 % do 20 % (Wang et Li-Byarlay 2015). Z toho plyne, že pro zajištění optimálního larválního vývoje a rozvoje včelstva je potřeba zajistit včelstvu dostatečnou druhovou bohatost pylu, a lze dodat, že druhová bohatost pylu na bázi monokulturní zemědělství je často nedostačující (Naug 2009; Brodschneider et Crailsheim 2010; Roulston et Cane 2018). Nedostatečná kvalita pylu přispívá ke kratší délce života dělnic, ale také jejich zhoršené sběrací aktivitě (tj. jejich opylovací funkci) (Naug 2009; Naug et Gibbs 2009). Na fyziologické či molekulární úrovni

jsou pozorovány projevy oxidačního stresu a poklesu funkčnosti imunitního systému (Morimoto et al. 2011), což v samém důsledku vede k vyšší náchylnosti včel k chorobám (Rinderer et Dell Elliott 1977; DeGrandi-Hoffman et al. 2010; Di Pasquale et al. 2013). Předpokladem také je, že s ohledem na zdravotní stav včelstev působí nutriční stres synergicky s dalšími stresory, jako jsou patogeny, viry a bakterie (Wang et Li-Byarlay 2015).

Nutriční stav ve včelstvu se také mění sezonně v průběhu celého roku, a to v závislosti nejen na dostupnosti pylu, ale také jeho skladbě (Hagedorn 1968; Wang et Li-Byarlay 2015). Nicméně, lze předpokládat, že za přirozených podmínek tyto změny jsou ve fyziologickém souladu s nastavením včelstva.

### **Včelí superorganismus jako bioindikátor změn v krajině a prostředí**

---

Je zjevné, že fyziologie včelstva je vysoce komplexní záležitostí, fungující jako tak zvaný superorganismus, v němž jednotlivé včely plní své role, avšak vždy v zájmu udržení stability a přežití celého společenstva. Složitá souhra feromonové komunikace, endokrinního nastavení, věkových kast, dělby práce, reprodukční aktivity, a to vše s ohledem na měnící se vnější faktory činí včelstvo ve zdravé a přirozené krajině dynamickým, avšak stabilním celkem. Je však otázkou, do jaké míry a v jakém ohledu je včelí superorganismus, systém udržovaný a cizelovaný po miliony let, dostatečně robustní s ohledem na měnící se krajinu a narušenou přírodní rovnováhou posledních desetiletí.

Lze říci, že včela medonosná díky svým unikátním biologickým a ekologickým vlastnostem představuje výjimečný nástroj pro sledování a hodnocení změn v životním prostředí. Její citlivost na změny v dostupnosti zdrojů, klimatické podmínky a vliv lidských aktivit ji činí ideálním bioindikátorem pro hodnocení přirozené rovnováhy v krajině. Tato habilitační práce představuje koncept využití včely medonosné jako indikátoru environmentálních změn, přičemž poskytuje základ pro další výzkum a aplikaci tohoto přístupu v ochraně přírody i v udržitelném zemědělství.

Práce je založena na 12 publikačních výstupech uveřejněných ve Web of Science a jednom patentu.

## PŘEHLED PUBLIKAČNÍCH VÝSTUPŮ

---

\* značí habilitanta v roli korespondenčního autora

[1] Korandová M., Krůček T., Vrbová K., **Frydrychová R.\*** (2014) Distribution of TTAGG-specific telomerase activity in insects. *Chromosome Research* 22: 495-503. DOI: 10.1007/s10577-014-9436-6

(IF<sub>2015</sub> = 2.47)

[2] Korandová M., **Frydrychová R.\*** (2016) Activity of telomerase activity and telomeric length in *Apis mellifera*. *Chromosoma* 125: 405-411. DOI: 10.1007/s00412-015-0547-4

(IF<sub>2016</sub> = 4.4)

[3] Koubová J., Pangráčová M., Jankásek M., Lukšan O., Jehlík T., Brabcová J., Jedlička P., Křivánek J., **Čapková Frydrychová R.\***, Hanus R. (2021) Long-lived termite kings and queens activate telomerase in somatic organs. *Proceedings of the Royal Society B* 288: article number: 20210511. DOI: 10.1098/rspb.2021.0511

(IF<sub>2021</sub> = 5.53)

[4] **Čapková Frydrychová R.\*** (2023) Telomerase as a possible key to bypass reproductive cost. *Molecular Ecology* 32: 2134-2143. DOI: <http://doi.org/10.1111/mec.16870>

(IF<sub>2023</sub> = 4.5)

[5] Koubová J., **Čapková Frydrychová R.\*** (2021) Telomerase-Positive Somatic Tissues of Honeybee Queens (*Apis mellifera*) Display No DNA Replication. *Cytogenetic and Genome Research* 161: 470-475. DOI: 10.1159/000518888

(IF<sub>2021</sub> = 1.94)

[6] **Čapková Frydrychová R.\***, Konopová B., Peška V., Brejcha M., Sáblová M. (2024) Telomeres and telomerase: active but complex players in life-history decisions *Biogerontology* 25 : 205-226. DOI: 10.1007/s10522-023-10060-z

(IF<sub>2023</sub> = 4.4)

[7] Koubová J., Jehlík T., Kodrík D., Sáblová M., Šíma P., Sehadová H., Závodská R., **Čapková Frydrychová R.\*** (2019) Telomerase activity is upregulated in the fat bodies of pre-diapause bumblebee queens (*Bombus terrestris*). *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 115: 103241. DOI: 10.1016/j.ibmb.2019.103241

(IF<sub>2019</sub> = 3.82)

[8] Koubová J., Sáblová M., Brejcha M., Kodrík D., **Čapková Frydrychová R.\*** (2021) Seasonality in telomerase activity in relation to cell size, DNA replication, and nutrients in

the fat body of *Apis mellifera*. Scientific Reports 11: 592. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-79912-9>

(IF<sub>2021</sub> = 4.99)

[9] Brejcha M., Prušáková D., Sábová M., Peška V., Černý J., Kodrík D., Konopová B., **Čapková Frydrychová R.\*** (2023) Seasonal changes in ultrastructure and gene expression in the fat body of worker honey bees Journal of Insect Physiology 146: 104504. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2023.104504

(IF<sub>2023</sub> = 2.3)

[10] Jehlík T., Kodrík D., Křišťůfek V., Koubová J., Sábová M., Danihlík Jiří, Tomčala A., **Čapková Frydrychová R.\*** (2019) Effects of *Chlorella* sp. on biological characteristics of the honey bee *Apis mellifera*. Apidologie 4: 564–577. DOI: 10.1007/s13592-019-00670-3

(IF<sub>2023</sub> = 1.8)

[11] Křišťůfek V., Urajová P., **Frydrychová R.**, Kodrík D., Kopecký J., Paichlová J., Prášil O., Petrásek J., Kobliha M. (2018) Způsob přípravy bílkovinného krmiva pro včely a čmeláky, zařízení k provádění tohoto způsobu a bílkovinné krmivo připravené tímto způsobem. Vlastník: Microbiologický ústav AV ČR, v. v. i. - Biologické centrum AV ČR, v. v. i. - Martin Kobliha. Datum udělení patentu: 30.05.2018: Číslo patentu: 307381.

[12] Kodrík D., **Čapková Frydrychová R.**, Hlávková D., Skoková Habuštová O., Štěrbová H. (2023) Unusual functions of insect vitellogenins: Minireview. Physiological Research 72 : S475-S478. DOI: 10.33549/physiolres.935221

(IF<sub>2023</sub> = 1.9)

[13] Pícek L., Novozámský A., **Čapková Frydrychová R.**, Zitová B., Mach P. (2022) Monitoring of Varroa Infestation rate in Beehives: A Simple AI Approach. In: IEEE International Conference on Image Processing 2022: Proceedings. Piscataway: IEEE, 2022, ISBN 978-1-6654-9620-9. ISSN 2381-8549. 3341-3345. DOI: 10.1109/ICIP46576.2022.9897809

## VÝSTUPY PRÁCE

---

Hlavní idea práce je založena na komplexním přístupu pro pochopení fyziologického, případně patologického nastavení včelstva v jeho reakcích na změny v prostředí. Dílčím motivem je přitom popsat a pochopit změny v odezvě biochemických či molekulárně biologických parametrů, které klíčovým způsobem nastavení včelstva odráží či jej přímo řídí. V práci prezentované ukazatele zahrnují ty již běžně zažité, jako je vitellogenin a jiné faktory endokrinní signalizace či komponenty energetického metabolismu, tak i novinkový parametr, kterým je telomeráza – enzym obecně známý ve své roli v buněčném stárnutí a regeneraci organismu, ale překvapivě i figurující jako jeden z regulátorů chodu včelstva. Dále představím koncept komplexního monitorovacího systému, který s využitím umělé inteligence umožní detailní sledování a analýzu fyziologických změn ve včelstvu a v budoucnu může být zásadním nástrojem pro udržitelnou ochranu včelstev v kontextu globálních environmentálních výzev.

### Telomeráza jako marker dlouhověkosti a fitness

---

Eusociální hmyz je v oblasti vědy známý především pro svůj obrovský potenciál při studiu sociálních interakcí a chemické komunikace uvnitř společenství. Méně často se však ví, že eusociální hmyz představuje také vynikající modelový systém pro výzkum procesů spojených se stárnutím, a to pro značné rozdíly v délce života, které jsou u eusociálních druhů typické mezi reprodukcí a nerekrekcí jedinci. Srovnávací studie délky života mezi eusociálním a solitérním hmyzem ukázaly, že vývoj eusociality je spojen s výrazným, a to až stonásobným, prodloužením života dospělců. Tedy, zatímco průměrná délka života dospělců solitérního hmyzu, stejně jako nerekrekcí jedinců eusociálních druhů, činí přibližně  $0,1 \pm 0,2$  roku, reprodukční jedinci eusociálních druhů, jako je včelí matka, se mohou dožít až 8 let, a některé druhy termitů dokonce několika desetiletí (Jemielity et al. 2005; Keller et Jemielity 2006).

Stárnutí je charakterizováno sérií buněčných a tkáňových poškození, které se s postupujícím věkem hromadí a které vedou k narušené funkci organismu a posléze k jeho smrti. Jedním z faktorů, které se na procesu stárnutí podílejí, jsou telomery (Chakravarti et al. 2021).

Telomery jsou specifické struktury umístěné na koncích chromozómů, tvořené telomerickými proteiny a opakujícími se specifickými sekvencemi DNA. Telomery hrají klíčovou roli v ochraně chromozómů. Jednou z funkcí telomer je kompenzace zkracování konců chromozómů, které je často označované jako telomerické zkracování (Blackburn 2005). Telomerické zkracování je jevem, který zcela přirozeně nastává při každém buněčném dělení, a to jako důsledek neúplné syntézy DNA právě na koncích chromozómů. Mechanismem, který tento proces zkracování kompenzuje, je aktivita telomerázy, tedy enzymu, který délku telomer za specifických podmínek prodlužuje. Telomeráza je speciální reverzní transkriptáza, která v průběhu S-fáze, tj. v průběhu syntézy DNA, přisedá ke koncům chromozómů, tak, aby zde vytvořila nový úsek telomerické DNA a ten posléze k danému konci chromozómu připojila. Aktivita telomerázy v jednotlivých buňkách je však přísně regulovaná a u člověka obecně platí, že aktivita telomerázy se s vývojem či stářím jedince snižuje. Nejvyšší aktivita telomerázy je tedy v raném embryonálním vývoji. Aktivita telomerázy je vázána na buňky dělicí se, tedy buňky, u nichž je předpoklad telomerického zkracování. V dospělém stádiu člověka se tedy jedná o buňky zárodečné (pro vývoj spermií a vajíček) a jen některé typy somatických buněk, např. krevní buňky, epitelální buňky či kmenové buňky. U většiny somatických tkání dospělého člověka je telomeráza zcela inaktivní (Moyzis et al. 1988; Blackburn 1991; Capkova Frydrychova et al. 2009).

Délka telomer se často považuje za ukazatele biologického věku, jelikož aktivita telomerázy obecně s věkem klesá (Slagboom et al. 1994; Andrew et al. 2006; Herrmann et al. 2018; Andreu-Sánchez et al. 2022). Nedostatečná aktivita telomerázy při pokračujících buněčných děleních vede k postupnému zkracování telomer, avšak pokud dojde ke zkrácení telomer až k jeho kritické hodnotě, je to pro buňku s ohledem na její další dělení „stop“ signál. Tedy, buňka se za těchto okolností již dále nemůže dělit. Snížený potenciál buněčného dělení v tkáni pochopitelně vyústí v její sníženou regenerační kapacitu, a to v konečném důsledku přispěje k procesu stárnutí a zvýšenému riziku vzniku věkem podmíněných onemocnění (Zhu et al. 2011). Aktivita telomerázy a délka telomer jsou negativně ovlivňovány stresovými faktory, které mohou pocházet z vnějšího prostředí nebo porušené homeostáze organismu (Zhu et al. 2011; Schutte a Malouff 2016; Pepper et al. 2018; Silva et al. 2022).

Ačkoliv vztah biologie telomer k procesům stárnutí a celkově fitness je intenzivně studován právě u člověka, výzkumy na dané téma existují i u dalších živočichů a tedy i u

bezobratlých (Gomes et al. 2010). Z pohledu různých taxonů napříč živočišnou říší však spojitost mezi délkou telomer, telomerázou a délkou života a fitness není vždy tak přímočará jako u člověka. Nicméně, to dokumentuje jen to, jak vysvětlím níže, že problematika biologie telomer je mnohem více komplexní, než jak se může z pohledu výzkumu na člověku zdát.

## **Telomeráza jako součást životní strategie druhu**

---

Protože údržba délky telomer může být u některých taxonů založena na ne-telomerázovém systému (jako je např. aktivita mobilních telomerických elementů u drozofily), na samém počátku našeho výzkumu hmyzí telomerázy jsme v rámci celého hmyzu a v jeho jednotlivých řádech mapovali distribuci a „univerzálnost“ telomerázového systému (**Výstup č. 1: Korandova et Frydrychova 2014, Příloha č.1**). Výsledky, které jsme získali, ukázaly, že telomeráza je u hmyzu přítomna jak u hemimetabolního, tak holometabolního hmyzu, a to u řádů Isoptera (termity), Blattaria (švábi), Sternorrhyncha (mšice), Coleoptera (brouci), Trichoptera (chrostíci), Lepidoptera (motýli) a Hymenoptera (blanokřídlí). U hemimetabolního hmyzu, u něhož na rozdíl od holometabolního hmyzu chybí fáze kukly a vývoj se odvíjí přes několik instarů, jsme s každým dalším instarem zaznamenali postupný pokles aktivity telomerázy. Vysoké hladiny telomerázy byly u dospělců pozorovány v zárodečných buňkách, tedy v ováriích a testes, kdežto v somatických tkáních byly hladiny telomerázy výrazně nižší. Tedy, při vývoji hemimetabolního hmyzu jsme potvrdili jev obdobný tomu, jaký je obecně pozorován u obratlovců. Lze dodat, že telomerázová aktivita nebyla detekována u řádů Zygentoma (rybenky), Orthoptera (rovnokřídlí) a Phasmida (strašilky).

V návaznosti na zmíněnou práci jsme studovali telomerázovou aktivitu u včely medonosné, posléze dalších zástupců eusociálního hmyzu, tedy termitů a mravenců. Tyto experimenty nám umožnily odhalit do té doby zcela neznámý fenomén. Totiž, že telomerázová aktivita je pravděpodobně součástí kastovní diferenciace, a navíc u dlouhověkých reprodukčních jedinců v dospělé fázi života je výrazně posilovaná v jejich somatických tkáních. To bylo pozorováno u včelích matek (**Výstup č. 2: Korandová et Frydrychová 2016; Příloha č.2**), králů a královen termitů (**Výstup č. 3: Koubová et al. 2021; Příloha č.3**) a královen mravenců (nepublikovaná data). Nadto, jak jsme potvrdili u termitů (**Výstup č. 3: Koubová et al. 2021; Příloha č.3**), včelích matek po jejich inseminaci či u trubcokladných dělnic

(nepublikovaná data), hladina telomerázové aktivity kopíruje reprodukční aktivitu daných jedinců.

S ohledem na získaná data jsem publikovala hypotézu (**Výstup č. 4: Čapková Frydrychová 2023; Příloha č.4**), že zvýšená aktivita telomerázy v somatických tkáních reproductivců, a nadto ještě dále zvyšovaná jejich aktuálním reprodukčním procesem, by mohla být vysvětlením k otázce dlouze diskutovaného jevu, a to, že u eusociálního hmyzu zcela chybí široce známý evoluční fenomén označovaný jako *cost of reproduction*. Pro *cost of reproduction* platí, že se zvyšující se reprodukční aktivitou klesá jak fitness, tak délka dožití daného jedince, což je fenomén, který se téměř jako pravidlo vyskytuje napříč živočišnou i rostlinnou říší, avšak s jednou podstatnou výjimkou, a tou je právě eusociální hmyz. U eusociálního hmyzu je totiž vztah mezi délkou dožití a reprodukcí přímo úměrný (Harshman et Zera 2007).

Co je však v tomto ohledu zcela zásadní, jak prokázaly naše experimenty, zvýšená telomerázová aktivita v somatických tkáních reproductivců patrně vůbec nesouvisí s buněčným dělením neboli s procesem kompenzace zkrácených telomer (**Výstup 5: Koubová et Frydrychová 2021; Příloha č.5**), ale s nějakou její, zatím blíže nespecifikovanou funkcí. Hypoteticky se může jednat o antioxidační funkci telomerázy fungující jako ochrana organismu vůči oxidativnímu stresu, který ve zvýšené míře právě proces reprodukce provází (**Výstup 4: Čapková Frydrychová 2023; Příloha č.4**). V návaznosti na tuto hypotézu jsme publikovali článek (**Výstup č. 6: Čapková Frydrychová et al. 2024; Příloha č.6**), který roli telomerázy při reprodukci organismů vysvětluje v širší perspektivě, a to, že telomerická dynamika je regulována inter-druhově, a to ve vztahu např. k reprodukční strategii druhu (r-strategie versus k-strategie). Příkladem jsou zástupci savců z Chiroptera (netopýři), Rodentia (hlodavci) či Lagomorpha, u nichž, v souladu s jejich vysokou reprodukční aktivitou, byla nalezena vysoká aktivita telomerázy a dlouhé telomery.

Domnívám se, že na rozdíl od původního a velmi zjednodušujícího pohledu, upnutého na roli telomer v růstu a ontogenezi, je biologie telomer mnohem složitějším jevem a působícím v mnohem širším kontextu. Jak prezentuje naše publikace (**Výstup 6: Čapková Frydrychová et al. 2024; Příloha č.6**), jsem přesvědčena, že funkce telomer je spjata se základními životními rysy druhu, které formují jeho životní strategie a evoluční perspektivy a že rozdíly v dynamice telomer odrážejí specifické fyziologické podmínky určené životní



strategií daného druhu, byť jsou tyto rozdíly notně modulovány momentálním fyziologickým i environmentálním působením. Příkladem toho je včela medonosná, a to nejen ve vztahu ke kastovní diferenciaci, ale i, jak uvedu níže, k adaptaci k chladovým podmínkám a produkci zimních včel.

### **Telomeráza jako součást strategie druhu přežít zimní klidové období**

---

Pro bližší pochopení role telomerázy v kastovní diferenciaci eusociálního hmyzu a jeho reprodukci, jsme testovali telomerázu u čmeláka zemního (**Výstup č. 7: Koubová et al. 2019; Příloha č.7**). Ačkoliv čmeláci patří k hmyzu jen s primitivní sociální organizací, stejně jako u včel i u nich můžeme pozorovat významný rozdíl v délce života královen a dělnic (u čmeláka zemního dělnice žijí obvykle 2-3 měsíce, královny jeden rok). Ve srovnání se včelou medonosnou se však u čmeláka nejedná o zcela plnohodnotné prodloužení délky jejich života. Královny čmeláka totiž většinu svého života, tj. zhruba 6-9 měsíců, tráví v diapauze, při níž je aktivita většiny jejich fyziologických procesů v kompletním útlumu či na nezbytném minimu (Beekman et al. 1998).

Na rozdíl od včelích matek, u nichž jsme nárůst telomerázové aktivity zaznamenali u většiny somatických tkání, jsme u královen čmeláků pozorovali nárůst telomerázy jen v tukovém tělese. Navíc, u čmeláka byl tento jev potvrzen jen u královen, které byly před diapauzou, nikoliv po ní, a současně jen těch, které již byly po procesu páření. Dalším rozdílem se včelou bylo, že u královen čmeláků aktivita telomerázy kopírovala syntézu DNA, tj. telomeráza v tukových buňkách čmeláka pravděpodobně plní klasickou funkci prodlužování telomer. A protože jsme pozorovali i nárůsty velikosti tukového tělesa a v tukovém tělese také i nárůsty základních živin (cukry, tuky, bílkoviny), závěrem naší práce bylo, že pozorovaný nárůst telomerázy je spjat se zvýšenou syntézou DNA (formou buněčné polyploidizace), a to za účelem zefektivnění syntézy živin a metabolických procesů jako přípravy na diapauzu (pozn., polyploidizace je jev, kdy dochází ke zmnožení genetické informace, aniž by došlo k energeticky náročnému dělení buněk, díky čemuž se výrazně zjednodušuje celý proces exprese genetické informace; jev je typický pro metabolicky vysoce aktivní tkáně, jako je např. tukové těleso).

Lze tedy předpokládat, že dostatečná aktivita telomerázy v tukovém tělese před-diapauzních královen čmeláků, iniciovaná pářením, je podmínkou pro vytvoření dostatečných energetických zásob a úspěšného přečkání diapauzy. V míře úspěšného přežití diapauzy královen čmeláků je obecně pozorovaná značná variabilita, avšak

předpokládá se, že alfou a omegou přežití mohou být právě dostatečné energetické zásoby (Beekman et al. 1998; Owen et al. 2013; Treanore et Amsalem 2020), a tedy správná funkce tukového tělesa a v konečném důsledku dostatečná telomerázová aktivita.

S ohledem na tento závěr, jsme se dále zaměřili na výzkum sezónních rozdílů tukového tělesa u včelích dělnic a publikovali studii (**Výstup č. 8: Koubová et al. 2021; Příloha č.8**), v níž jsme prokázali, že s postupným přechodem na chladnější část roku dochází u dělnic k (1) postupnému zvyšování hmotnosti tukového tělesa, (2) postupnému zvětšování velikosti tukových buněk a jejich jader, (3) postupnému nárůstu telomerázové aktivity v tukovém tělese a (4) zvyšující se míře syntézy DNA v tukových buňkách. A naopak, s přechodem na teplejší část roku dochází v hladinách všech uvedených parametrů k jejich postupnému snižování.

Souhrnně se tedy jeví, že jak u včely medonosné, tak čmeláků je dostatečná aktivita telomerázy v tukovém tělese předpokladem pro dostatečnou míru polyploidizace v buňkách tukového tělesa, a tak dostatečnou metabolickou zdatnost organismu pro jeho zdárné přečkání chladného období roku.

### **Endokrinní nastavení včel v závislosti na sezónních změnách ve fotoperiodě a teplotě**

---

V rámci zmiňovaného **Výstupu č. 8: Koubová et al. 2021; Příloha č.8** jsme u dělnic odebíraných v průběhu celého roku testovali také změny v hladině vitellogeninu. Hladiny vitellogeninu byly testovány v hemolymfě, protože do hemolymfy se vitellogenin po své syntéze, která probíhá v tukovém tělese, transportuje. Vitellogenin vykázal stejný charakter změn, jaký jsme pozorovali u všech výše uvedených parametrů, tj. postupný nárůst směrem k zimní sezoně a pokles k té letní. Celkově naše výsledky naznačují, že ačkoli se tuková tělesa mezi zimními a letními včelami významně liší, tyto rozdíly nejsou ve včelách stanoveny jako a priori charakteristika, to jest determinovány v době, kdy se tyto včely líhnou, ale postupně se vyvíjejí s postupným příchodem nadcházející sezony.

Dále, a to je v kontextu celé habilitační práce zásadní, pozorované změny v hladině vitellogeninu jsou (1) v pozitivní korelaci se změnami v množství tukového tělesa, (2) v negativní korelaci s předpokládanou mírou plodové aktivity a (3) v negativní korelaci s předpokládanými sezónními změnami juvenilního hormonu. Naše pozorování v kombinaci se změnami juvenilního hormonu v průběhu roku (Huang et Robinson 1995) vede

k pochopení (jak vysvětlím níže), jakým způsobem je v průběhu roku chod včelstva vlastně regulován.

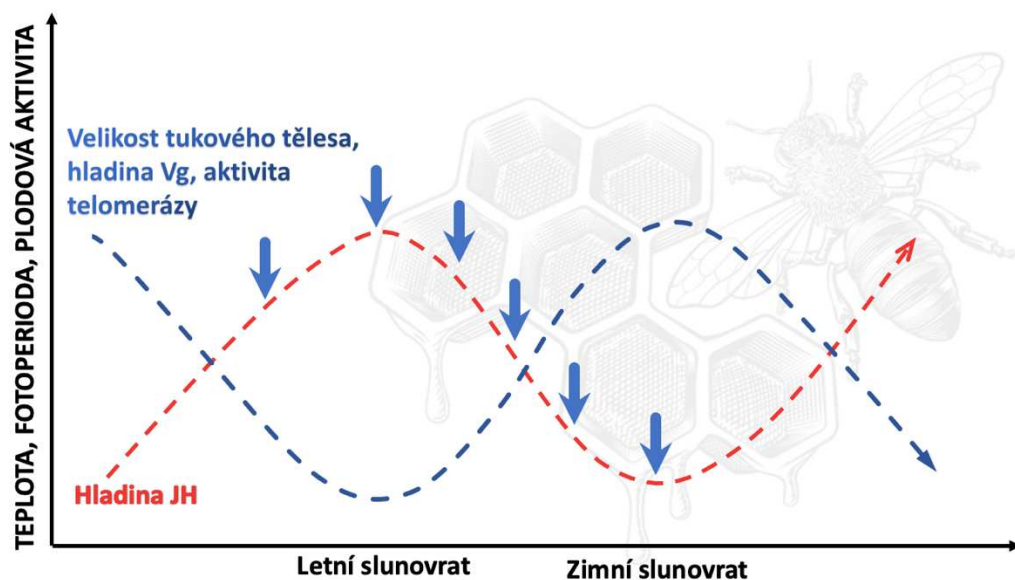
Protože zimní pokles hladiny juvenilního hormonu lze experimentálně indukovat i v létě, a to pouhým snížením teploty (Huang et Robinson 1995), lze předpokládat, že sezónní změny v titrech juvenilního hormonu nejsou spojeny s fotoperiodou, ale jsou ovlivňovány teplotou. Teplotní vliv na produkci juvenilního hormonu je ostatně doložen pozitivní korelací hladiny juvenilního hormonu s plodovou aktivitu (skrze feromon plodu, viz detailnější vysvětlení v Literárním úvodu), která sama o sobě vykazuje jak teplotní závislost, tak paralelně závislost na dostupnosti potravy, která ovšem je také teplotně závislá (Huang et Robinson 1995; Nurnberger et al. 2018). Takže, to vše celkově dokládá, že hladiny juvenilního hormonu jsou primárně teplotně závislé. Na druhou stranu, produkce juvenilního hormonu je potlačovaná vitellogeninem, jehož množství se však odvíjí od množství tukového tělesa, přičemž syntéza tukového tělesa je dle (Cherednikov 1967; Fluri et Bogdanov 1987) pod kontrolou fotoperiody. To znamená, že množství juvenilního hormonu je v konečném výsledku modulováno jak teplotou, tak i fotoperiodou. Změny zmíněných parametrů v průběhu roku jsou schematicky znázorněny na Obrázku 2.

Na základě našich dat jsme prokázali, že úrovně všech testovaných fyziologických parametrů se mění v průběhu roku, a to v závislosti na působení vnějších podmínek, přičemž základní nastavení a chod včelstva jsou patrně regulovány kombinací fotoperiody, teploty a dostupnosti potravy.

Pro detailnější pochopení fyziologických rozdílů mezi včelami zimní a letní generace, a současně létavek a mladušek, jsme u těchto skupin včel provedli transkriptomickou analýzu jejich tukového tělesa (**Výstup č. 9: Brejcha et al. 2023; Příloha č.9**). Studie prokázala, že mladušky, ve srovnání s létavkami a zimními včelami, vykazaly výrazný separátní klast, a to především v energetickém metabolismu, společně s insulinovou signalizací, metabolismem aminokyselin a také biologií mitochondrií a peroxisomů. Získaná data v mladuškách odráží jejich potravní a pohybová specifika, tedy reflektují jejich potravu, která je chudší na cukry, avšak je bohatá na proteiny, a za druhé, odráží energeticky nižší náročnost jejich pohybových aktivit, tedy v porovnání se sběrací aktivitou létavek či třesovou termogenezi zimních včel.

Jak detailněji uvedu v textu níže, vitellogenin má pleiotropní funkce a mimo jiné se podílí i na správné funkci imunitního systému. Tedy, udržení fyziologických hladin vitellogeninu

v průběhu roku je pro funkčnost včelstva klíčovým parametrem. S ohledem na regulaci hladiny vitellogeninu, v rámci své habilitační práce na základě **Výstupu č. 8 a Výstupu č. 9** předkládám hypotézu, že dynamika změn v hladině vitellogeninu u včel v průběhu roku je na fyziologické úrovni primárně řízena kombinací dvou faktorů, a to fotoperiodou a potravní skladbou.



**Obrázek 2.** Schématické znázornění fyziologických parametrů včel v průběhu roku. Pod kontrolou venkovní teploty, fotoperiody a plodové aktivity se v průběhu roku mění několik klíčových fyziologických parametrů. Hladina juvenilního hormonu (JH, červená linka) postupně narůstá s nastupující teplotou sezónou. A naopak, s nastupující chladnou sezónou postupně narůstá hladina vitellogeninu, množství tukového tělesa a v tukovém tělese i hladina telomerázy (modrá linka). Hladina vitellogeninu je stimulována potravou bohatou na proteiny, tedy pylem. Vitellogenin má potlačující účinek na hladinu juvenilního hormonu (znázorněno jako modré šipky).

### Nutriční skladba ovlivňuje hladinu vitellogeninu a další fyziologické parametry včel

Jak jsem vysvětlila v Literárním úvodu, dostatečná kvantita i kvalita pylu je klíčová pro zdravotní stav včelstva, avšak s ohledem na monokulturní zemědělství či nepříznivé klimatické podmínky je často také nedostatečná. Jedním z dostupných řešení tohoto problému je podávání pylových náhražek, vyrobených např. na bázi sójové mouky, pivovarských kvasnic nebo sušeného mléka (Standifer et al. 1978).

V rámci našeho výzkumu jsme testovali reakci fyziologických parametrů včel na aplikaci pylové náhražky vytvořené na podkladu řasy *Chlorella sorokiniana*. Náhražka byla

včelstvům podávána v předjaří, tedy v období nedostatku přirozeného pylu (**Výstup č. 10: Jehlík et al. 2019; Příloha č.10**). Chlorella je bohatým zdrojem bílkovin (60–75 %), tuků (10–20 %, včetně omega-3 polynenasycených mastných kyselin), vitamínů a minerálů (min. 15 %), antioxidantů (min. 1 %) a vlákniny (min. 5 %). V souladu s teoretickým předpokladem, jsme po podávání tohoto na proteiny bohatého přípravku zaznamenali pozitivní vliv na rozvoj včelstva, nárůst velikosti hypofaryngeálních žláz včel, ovšem také prospěšné metabolické změny, jako byla zvýšená depozice tuku, snížené aktivity ukazatelů dráhy TOR a insulinové signalizace a také zvýšené hladiny transkriptů vitellogeninu. Na základě této studie jsme podali patent (**Výstup č. 11: Patent č. 307381; Příloha č.11**).

V návaznosti na tento výstup byla také publikovaná přehledová studie (**Výstup č. 12: Kodrík et al. 2023; Příloha č.12**) na téma hmyzích vitellogeninů. Článek vysvětluje, že vitellogeniny, které jsou primárně vnímány jako prekurzory žloutkového proteinu, a tak hrající roli v rozmnožování, plní řadu dalších rozličných fyziologických funkcí. Článek na prvním místě představuje vitellogenezi, a to jako komplexní proces řízený hormonálními a neuronálními signály, zajišťující syntézu vitellogeninu a jeho transport z tukového tělesa do vajíček. K tomu však článek navazuje informací, že vitellogeniny, navzdory původním předpokladům, jsou překvapivě exprimovány i u samců. To naznačuje funkce vitellogeninů mimo reprodukční kontext. Např., nedávné studie ukázaly, že vitellogeniny hrají roli v obranných mechanismech proti entomopatogenům, jako jsou hlístice, houby a bakterie, a rovněž v ochraně proti různým toxinům. U včely medonosné vitellogenin přispívá k prodlužování životnosti také díky svým antioxidačním vlastnostem. Článek poskytuje přehled všech známých funkcí vitellogeninů a představuje tak vitellogeniny ne toliko jako pasivní zdroj energie pro hmyzí embryonální vývoj, ale naopak jako látky biologicky vysoce aktivní a se škálou významných funkcí.

### **Integrální modelový systém k monitoringu kolektivního chování včel v jejich reakci na environmentální faktory**

---

Patofyziologické stavy včelstev jsou odrazem synergického působení řady environmentálních faktorů společně s komplexním fyziologickým nastavením včel a jejich kolektivním chováním. Pochopit úbytky včelstev či jen jejich reakce na vnější podněty je proto velmi obtížné či až nereálné, tedy, alespoň předpokládáme-li využití běžných metodických přístupů. Dle mého úsudku, je v tomto ohledu řešením vytvoření a následné využití integrálního modelového systému, který by působení všech potenciálně klíčových

faktorů dokázal zohlednit. Takový model jsem navrhla k řešení ve svém aktuálně probíhajícím grantovém projektu (MŠMT Inter-Action LUAUS23: Studium vlivu klimatických změn na stav včelstev prostřednictvím biologických analýz a umělé inteligence). Navržený model je založen na monitoringu kolektivního chování včel, a to v reakci na potřeby společenství a působící faktory.

Kolektivní chování je zprostředkováno komplexním přenosem souboru chemických a fyzikálních informací a zahrnuje řadu kognitivních a senzorických procesů. Vedle feromonů, které řídí chod včelstva na chemické bázi, jsou dalším důležitým informačním zdrojem včel vizuální a vibroakustické signály (Trhlin et Rajchard 2011; Lemanski et al. 2019; López-Incera et al. 2021).

Co se týče vibroakustických signálů, jejich plný význam není plně prozkoumán, avšak díky moderním technologiím znalost této problematiky v posledních deseti letech značně pokročila (Cecchi et al. 2020; Cejrowski et al. 2020; Ramsey et al. 2020; Sharif et al. 2021). Je známo, že dělnice během svých běžných činností v úle produkují stabilní zvukové frekvence, které mohou odrážet jejich aktivitu, například ventilaci, péči o plod nebo stavbu plástů, přičemž frekvence bzukotu dělnic se pohybuje přibližně v rozmezí 190–250 Hz. Změny v těchto frekvencích mohou naznačovat stres, nemoc nebo jiné abnormality či odrážet aktuální stav včelstva a jeho potřeby. Dalšími charakteristickými zvuky jsou zvuky, které vydává matka, zejména před rojením či mladé matky v matečnicích (Michelsen et al. 1986, 1987; Stefanec et al. 2021; Uthoff et al. 2023).

Při současném využití umělé inteligence mohou být vibroakustické charakteristiky klíčovým nástrojem pro monitoring včelstev (Adamou Abba Ari et al. 2016; Li et Yang 2016; Cecchi et al. 2020; Braga et al. 2021). Pokročilé algoritmy strojového učení dokážou analyzovat změny v intenzitě, frekvenci a vzorcích vibroakustických signálů, což umožňuje detekci abnormalit, svědčících například o předčasném rojení, ztrátě matky nebo o zvýšené úrovni stresu. Technologie strojového učení poskytuje neinvazivní způsob sledování zdravotního stavu včelstva. Díky využití umělé inteligence lze efektivně interpretovat velké množství dat, což přispívá k včasné identifikaci problémů a optimalizaci péče o včelstva (Li et Yang 2016; Cecchi et al. 2020).

Kolektivní chování včelstva je ovlivněno také teplotou, relativní vlhkostí, obsahem kyslíku a CO<sub>2</sub> a specifickým chemickým prostředím. Všechny uvedené komunikační kanály a parametry poskytují včelám, případně včelařovi, informace o stavu včelstva, tj. o jeho

velikosti, věkovém rozložení, patofyziologických situacích nebo o vnějších vlivech (dostupnost snůšky, sezónní vlivy, stresové faktory) (Lemanski et al. 2019; López-Incera et al. 2021). Ačkoliv je ve včelařské praxi sledování a vyhodnocování včelstev dosud v naprosté většině prováděno empiricky na základě zkušeností včelaře, díky komunikačním technologiím, neuronovým sítím, kognitivním systémům a poznatkům z oblasti zpracování velkého objemu dat se dnes celosvětově vyvíjí různé monitorovací systémy pro sběr a zpracovávání hodnot klíčových parametrů ve včelstvu a jejich přenos prostřednictvím webové či mobilní aplikace včelařům (Adamou Abba Ari et al. 2016; Li et Yang 2016; Cecchi et al. 2020; Braga et al. 2021).

Na základě spolupráce s Katedrou kybernetiky ze Západočeské univerzity a sítí včelařů v rámci ČR je cílem mého současného výzkumu přinést alespoň nástin pro komplexní pohled na dynamiku v rozvoji včelstva, a to s ohledem na působení všech dostupných klíčových biotických a abiotických faktorů, a v ideálním případě na základě získaných údajů vytvořit model pro predikci patofyziologických stavů včelstev.

Výzkum je založen na hodnotách ze série sledovaných parametrů. Jedná se o (1) vibroakustická data z experimentálně vedených včelstev (s různým stupněm rozvoje, věkovou skladbou, případnou rojovou aktivitou), (2) letová aktivita na česně monitorovaná pomocí kamer, (3) fyziologická či biochemická analýza včel (hladina vitellogeninu, telomerázy, základních živin, stresových markerů), (4) data o klimatické a povětrnostní situaci a data o teplotě, vlhkosti, obsahu CO<sub>2</sub> uvnitř úlu, (5) data o aktuální pylové situaci na základě pylové analýzy v konkrétní lokalitě a dostupných údajů z ČHMÚ, (6) charakter krajiny a zemědělské produkce v lokalitě.

Hlavní ideou tohoto výzkumu je podrobit získaná data metaanalýze a na základě ní k danému typu chování včel přiřadit konkrétní vývojový, behaviorální, fyziologický či patologický stav včelstva. Jedním z výstupů by mělo být adaptování získaných přístupů k vytvoření centralizovaného systému, tj. informační platformy, umožňující digitální sběr dat o stavu včelstev v rámci ČR, jejich vyhodnocování a poskytování koncovým uživatelům z řad včelařské veřejnosti a státní správy. S ohledem na tento běžící projekt je **Výstup č. 13: Pícek et al. 2023; Příloha č.13** prezentující využití přístupu umělé inteligence pro monitoring zamoření včelstva *V. destructor*.

## ZÁVĚR

---

### **Včela medonosná? Exemplární případ krásy i zrádnosti komplexity**

Jak vyplývá z mnohohvrstevnaté fyziologie a nadto dynamických reakcí včelstev na vnější podmínky, studium včely medonosné představuje mimořádně komplexní problematiku. Nicméně, v kontextu překotných environmentálních změn, přinášejících řadu nových, a ne zcela pochopených faktorů a vzájemných interakcí, se tento obor stává, řekněme, tou pravou výzvou.

Včela medonosná se do role ekosystémového bioindikátora ale přímo sama nabízí, a tak, byla by jistě škoda tu „její“ hozenou rukavici nepřijmout, avšak, dlužno dodat, toliko s komplexním a systémovým přístupem jako holou nezbytností. Totiž, jediné na základě pochopení všech zúčastněných parametrů a jejich interakcí je možné vidět skutečný obraz, a ne iluzi o něm, což je právě krása, ale také zrádnost, kterou nám jednota rozmanitostí, tedy komplexita, nabízí. A včela medonosná je toho dechberoucím příkladem.

Svou habilitační práci zakončím výrokem „Totum est maius quam summa partium“ (Celek je větší než součet jeho částí), připisovanému Aristotelovi, jenž jej použil ve svém díle *Metafyzika*, zkoumající podstatu bytí a světa. A protože se tento výrok pro mě stal mým životním mementem a ve vnímání světa mou základní filozofií, jsem vděčná osudu, že se tento výrok svou podstatou stal i ústředním motivem této práce. Ráda říkám – postavit se jen tak kamsi, v čase a prostoru, ohlédnout se doleva, a přitom vidět nějakou pravdu, ohlédnout se doprava, a přitom vidět zase jinou pravdu. Avšak, podívat se na celek, a to veskrze celý celek, byť pro nás smrtelníky zhola nemožné, tak jediné to může přinést prozření.

A ještě jednu věc si dovolím v závěru zmínit. Patřím do generace husákových dětí. V době mého dětství byl svět v mnoha ohledech jiný. Třeba, mít auto, to nebylo až takovým zvykem, jako je tomu dnes. My jsme auto však měli, a tak vím, jaké to je, třeba, když se vracíte v létě z výletu, vidět čelní sklo doslova poseté tělíčky mrtvého hmyzu. A to je třeba věc, kterou moje děti už neznají. Člověk si však řekne, že je to jen taková drobnost v tom měnícím se světě....

A k otázce, zda ten nový svět bude lepší, nebo horší.... Tak to těžko říci, to Bůh sud', zcela jistě to však bude svět jiný. Ovšem já přiznávám, že mě ta jeho jinakost už teď trochu mrzí.



## SEZNAM LITERATURY

---

- Adamou Abba Ari A, Omer Yenke B, Labraoui N, et al (2016) A power efficient cluster-based routing algorithm for wireless sensor networks: Honeybees swarm intelligence based approach. *J Netw Comput Appl* 69:77–97.  
<https://doi.org/10.1016/j.jnca.2016.04.020>
- Alaux C, Maisonnasse A, Le Conte Y (2010) Pheromones in a superorganism. From gene to social regulation. *Vitam Horm* 83:401–423. [https://doi.org/10.1016/S0083-6729\(10\)83017-1](https://doi.org/10.1016/S0083-6729(10)83017-1)
- Amdam GV, Aase ALTO, Seehuus SC, et al (2005) Social reversal of immunosenescence in honey bee workers. *Exp Cell Res* 40:939–947
- Amdam GV, Omholt SW (2002) The regulatory anatomy of honeybee lifespan. *J Theor Biol* 216:209–228. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2002.2545>
- Amdam G V., Norberg K, Hagen A, Omholt SW (2003) Social exploitation of vitellogenin. *Proc Natl Acad Sci* 100:1799–1802.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0333979100>
- Amdam G V (2011) Social context, stress, and plasticity of aging. *Aging Cell* 10:18–27.  
<https://doi.org/10.1111/j.1474-9726.2010.00647.x>
- Amdam G V, Simoes ZLP, Hagen A, et al (2004) Hormonal control of the yolk precursor vitellogenin regulates immune function and longevity in honeybees. *Exp Cell Res* 39:767–773. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2004.02.010>
- Barchuk AR, Bitondi MMG, Simões ZLP (2002) Effects of juvenile hormone and ecdysone on the timing of vitellogenin appearance in hemolymph of queen and worker pupae of *Apis mellifera*. *J Insect Sci* 2:1–8.  
<https://doi.org/10.1673/031.002.0101>
- Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, et al (2011) Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. *Proc Natl Acad Sci U S A* 108:20645–20649. <https://doi.org/10.1073/pnas.1115559108>
- Beekman M, Van Stratum P, Lingeman R (1998) Diapause survival and post-diapause

- performance in bumblebee queens (*Bombus terrestris*). *Entomol Exp Appl* 89:207–214. <https://doi.org/10.1023/A:1003595306816>
- Beggs KT, Glendinning KA, Marechal NM, et al (2007) Queen pheromone modulates brain dopamine function in worker honey bees. *Proc Natl Acad Sci* 104:2460–2464
- Beggs KT, Mercer AR (2009) Dopamine receptor activation by honey bee queen pheromone. *Curr Biol* 19:1206–1209
- Blackburn EH (2005) Telomeres and telomerase: Their mechanisms of action and the effects of altering their functions. *FEBS Lett* 579:859–862. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2004.11.036>
- Braga D, Madureira A, Scotti F, et al (2021) An Intelligent Monitoring System for Assessing Bee Hive Health. *IEEE Access* 9:89009–89019. <https://doi.org/10.1109/ACCESS.2021.3089538>
- Brodschneider R, Crailsheim K (2010) Nutrition and health in honey bees. *Apidologie* 41:278–294
- Brodschneider R, Gray A, Adjlane N, et al (2018) Multi-country loss rates of honey bee colonies during winter 2016/2017 from the COLOSS survey. *J Apic Res* 57:452–457. <https://doi.org/10.1080/00218839.2018.1460911>
- Büntgen U, Piermattei A, Krusic PJ, et al (2022) Plants in the UK flower a month earlier under recent warming. *Proc R Soc B Biol Sci* 289:1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2456>
- Buttstedt A, Moritz RF a, Erler S (2014) Origin and function of the major royal jelly proteins of the honeybee (*Apis mellifera*) as members of the yellow gene family. *Biol Rev* 89:255–269. <https://doi.org/10.1111/brv.12052>
- Cane J (2021) Global warming, advancing bloom and evidence for pollinator plasticity from long-term bee emergence monitoring. *Insects* 12:1–11. <https://doi.org/10.3390/insects12050457>
- Carabotti M, Scirocco A, Maselli MA, Severi C (2015) The gut-brain axis: Interactions between enteric microbiota, central and enteric nervous systems. *Ann Gastroenterol* 28:203–209

- Cardoso CAM, Ronai I, Hartfelder K, Oldroyd BP (2020) Queen pheromone modulates the expression of epigenetic modifier genes in the brain of honeybee workers. *Biol Lett* 16:20200440. <https://doi.org/10.1101/2020.03.04.977058>
- Cecchi S, Spinsante S, Terenzi A, Orcioni S (2020) A smart sensor-based measurement system for advanced bee hive monitoring. *Sensors (Switzerland)* 20:1–20. <https://doi.org/10.3390/s20092726>
- Cejrowski T, Szymański J, Logofătu D (2020) Buzz-based recognition of the honeybee colony circadian rhythm. *Comput Electron Agric* 175:1–7. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2020.105586>
- Chakravarti D, LaBella KA, DePinho RA (2021) Telomeres: history, health, and hallmarks of aging. *Cell* 184:306–322. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2020.12.028>
- Cherednikov A V. (1967) Photoperiodism in the honey bee. *Ent Rev Wash* 46:33–37
- Corona M, Libbrecht R, Wheeler DE (2016) Molecular mechanisms of phenotypic plasticity in social insects. *Curr Opin Insect Sci* 13:55–60. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.12.003>
- Crailsheim K (1988) Intestinal transport of sugars in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *J Insect Physiol* 34:839–845. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(88\)90117-5](https://doi.org/10.1016/0022-1910(88)90117-5)
- Crespi BJ, Yanega D (1995) The definition of eusociality. *Behav Ecol* 6:109–115. <https://doi.org/10.1093/beheco/6.1.109>
- DeGrandi-Hoffman G, Chen Y, Huang E, Huang MH (2010) The effect of diet on protein concentration, hypopharyngeal gland development and virus load in worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *J Insect Physiol* 56:1184–1191. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.03.017>
- Di Pasquale G, Salignon M, Le Conte Y, et al (2013) Influence of pollen nutrition on honey bee health: Do pollen quality and diversity matter? *PLoS One* 8:1–13. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072016>
- Dixon L, Kuster R, Rueppell O (2014) Reproduction, social behavior, and aging trajectories in honeybee workers. *Age (Omaha)* 36:89–101. <https://doi.org/10.1007/s11357-013-9546-7>

- Dobson HEM (1988) Survey of Pollen and Pollenkitt Lipids—Chemical Cues To Flower Visitors? *Am J Bot* 75:170–182. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1988.tb13429.x>
- Doke MA, Frazier M, Grozinger CM (2015) Overwintering honey bees: biology and management. *Curr Opin Insect Sci* 10:185–193
- Dombroski TCD, Simoes ZLP, Bitondi MMG (2003) Original article Dietary dopamine causes ovary activation in queenless *Apis mellifera* workers. *Apidologie* 34:281–289. <https://doi.org/10.1051/apido>
- Dubrovsky EB (2005) Hormonal cross talk in insect development. *Trends Endocrinol Metab* 16:6–11. <https://doi.org/10.1016/j.tem.2004.11.003>
- Ehlers BK, Bataillon T, Damgaard CF (2021) Ongoing decline in insect-pollinated plants across Danish grasslands. *Biol Lett* 17:1–5. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2021.0493>
- Elekonich MM, Schulz DJ, Bloch G, Robinson GE (2001) Juvenile hormone levels in honey bee (*Apis mellifera* L.) foragers: foraging experience and diurnal variation. *J Insect Physiol* 47:1119–1125
- Engel MS (2012) Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity. *Proc Natl Acad Sci* 98:1661–1664. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.4.1661>
- Engels W (1990) *Social Insects: An Evolutionary Approach to Castes and Reproduction*. Springer-Verlag, New York
- Evans JD, Saegerman C, Mullin C, et al (2009) Colony Collapse Disorder: A Descriptive Study. *PLoS One* 4:1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006481>
- Evans PD (1980) Biogenic Amines in the Insect Nervous System. *Adv Insect Physiol* 15:317–473
- Eyer M, Dainat B, Neumann P, Dietemann V (2017) Social regulation of ageing by young workers in the honey bee, *Apis mellifera*. *Exp Gerontol* 87:84–91. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2016.11.006>
- Fahrbach SE, Robinson GE (1996) Juvenile Hormone, Behavioral Maturation, and Brain Structure in the Honey Bee. *Dev Neurosci* 18:102–114
- Fluri P, Bogdanov S (1987) Effects of Artificial Shortening of the Photoperiod on

- Honeybee (*Apis mellifera*) Polyethism. *J Apic Res* 26:83–89.  
<https://doi.org/10.1080/00218839.1987.11100742>
- Foley K, Fazio G, Jensen AB, Hughes WOH (2012) Nutritional limitation and resistance to opportunistic *Aspergillus* parasites in honey bee larvae. *J Invertebr Pathol* 111:68–73. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.06.006>
- Formesyn EM, Cardoen D, Ernst UR, et al (2014) General and Comparative Endocrinology Reproduction of honeybee workers is regulated by epidermal growth factor receptor signaling. *Gen Comp Endocrinol* 197:1–4.  
<https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.12.001>
- Franklin J, Malhi Y, Field CB, et al (2019) Climate change and ecosystems. In: National Academy of Sciences. The Royal, pp 1–28
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Kremen C, et al (2011) Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecol Lett* 14:1062–1072. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01669.x>
- Gomes NM V, Shay JW, Wright WE (2010) Telomere biology in metazoa. *Fed Eur Biochem Soc* 584:3741–3751. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.07.031>.
- Guidugli KR, Nascimento AM, Amdam G V, et al (2005) Vitellogenin regulates hormonal dynamics in the worker caste of eusocial insect. *FEBS Lett* 579:4961–4965. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2005.07.085>
- Hagedorn HH (1968) Effect of the age of pollen used in pollen supplements on their nutritive value for the honeybee. i. effect on thoracic weight, development of hypopharyngeal glands, and brood rearing. *J Apic Res* 7:89–95.  
<https://doi.org/10.1080/00218839.1968.11100195>
- Hallmann CA, Sorg M, Jongejans E, et al (2017) More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 12:1–21.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809>
- Han F, Wallberg A, Webster MT (2012) From where did the western honeybee (*Apis mellifera*) originate? *Ecol Evol* 2:1949–1957. <https://doi.org/10.1002/ece3.312>
- Harano K-I, Sasaki M, Nagao T, Sasaki K (2008) Dopamine influences locomotor activity in honeybee queens: implications for a behavioural. *Physiol Entomol*

- 33:395–399. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2008.00644.x>
- Harris TE, Lawrence JC (2003) TOR signaling. *Sci STKE* 2003:re15
- Harshman LG, Zera AJ (2007) The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends Ecol Evol* 22:80–86. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.10.008>
- Havukainen H, Munch D, Baumann A, et al (2013) Vitellogenin recognizes cell damage through membrane binding and shields living cells from reactive oxygen. *J Biol Chem* 288:28369–28381. <https://doi.org/10.1074/jbc.M113.465021>
- Herb BR, Wolschin F, Hansen KD, et al (2012) Reversible switching between epigenetic states in honeybee behavioral subcastes. *Nat Neurosci* 15:1371–1373. <https://doi.org/10.1038/nn.3218.Reversible>
- Hewlett SE, Smoleniec JDD, Wareham DM, et al (2018) Biogenic amine modulation of honey bee sociability and nestmate affiliation. *PLoS One* 13:e0205686. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205686>
- Hölldobler B, Wilson EO (2009) The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies. WW Norton & Company
- Hristov P, Shumkova R, Palova N, Neov B (2020) Factors associated with honey bee colony losses: A mini-review. *Vet Sci* 7:1–16. <https://doi.org/10.3390/vetsci7040166>
- Huang ZY, Robinson GE (1995) Seasonal changes in juvenile hormone titers and rates of biosynthesis in honey bees. *J Comp Physiol B* 165:18–28
- Hung KLJ, Kingston JM, Albrecht M, et al (2018) The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:1–8. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2140>
- Ilyasov RA, Lee M, Takahashi J, et al (2020) A revision of subspecies structure of western honey bee *Apis mellifera*. *Saudi J Biol Sci* 27:3615–3621. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.08.001>
- Insolia L, Molinari R, Rogers SR, et al (2022) Honey bee colony loss linked to parasites, pesticides and extreme weather across the United States. *Sci Rep* 12:1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-24946-4>
- Jassim O, Huang ZY, Robinson GE (2000) Juvenile hormone profiles of worker honey

- bees, *Apis mellifera*, during normal and accelerated behavioral development. *J Insect Physiol* 46:243–249. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(99\)00176-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(99)00176-6)
- Jemielity S, Chapuisat M, Parker JD, Keller L (2005) Long live the queen: studying aging in social insects. *Age (Omaha)* 27:241–248. <https://doi.org/10.1007/s11357-005-2916-z>
- Jindra M, Palli SR., Riddiford LM (2013) The Juvenile Hormone Signaling Pathway in Insect Development. *Annu Rev Entomol* 58:181–204
- Johnson BR (2010) Division of labor in honeybees: form, function, and proximate mechanisms. *Behav Ecol Sociobiol* 64:305–316. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0874-7>
- Johnson BR (2003) Organization of work in the honeybee: a compromise between division of labour and behavioural flexibility. *Proc R Soc London B Biol Sci* 270:147–152
- Kaatz H-H, Hildebrandt H, Engels W (1992) Primer effect of queen pheromone on juvenile hormone biosynthesis in adult worker honey bees. *J Comp Physiol B* 162:588–592
- Kaatz H, Eichmijller S, Kreissls S, et al (1994) Stimulatory Effect of Octopamine on Juvenile Hormone Biosynthesis in Honey Bees (*Apis mellifera*): Physiological and Immunocytochemical Evidence. *J Insect Physiol* 40:865–872
- Kamakura M (2011) Royalactin induces queen differentiation in honeybees. *Nature* 84:994–1003. <https://doi.org/10.1038/nature10093>
- Keller L, Jemielity S (2006) Social insects as a model to study the molecular basis of ageing. *Exp Gerontol* 41:553–556. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2006.04.002>
- Kocher S, Paxton R (2014) Comparative methods offer powerful insights into social evolution in bees. *Apidologie* 45:289–305. <https://doi.org/10.1007/s13592-014-0268-3>
- Kunc M, Dobeš P, Hurychov J, et al (2019) The Year of the Honey Bee ( *Apis mellifera* L .) with Respect to Its Physiology and Immunity : A Search for Biochemical Markers of Longevity. *Insects* 10:1–16

- Kuszevska K, Miler K, Rojek W, Woyciechowski M (2017) Honeybee workers with higher reproductive potential live longer lives. *Exp Gerontol* 98:8–12.  
<https://doi.org/10.1016/j.exger.2017.08.022>
- Landaverde R, Rodriguez MT, Parrella JA (2023) Honey Production and Climate Change: Beekeepers' Perceptions, Farm Adaptation Strategies, and Information Needs. *Insects* 14:1–16. <https://doi.org/10.3390/insects14060493>
- Lemanski NJ, Cook CN, Smith BH, Pinter-Wollman N (2019) A multiscale review of behavioral variation in collective foraging behavior in honey bees. *Insects* 10:18–20.  
<https://doi.org/10.3390/insects10110370>
- Li X, Yang G (2016) Artificial bee colony algorithm with memory. *Appl Soft Comput J* 41:362–372. <https://doi.org/10.1016/j.asoc.2015.12.046>
- Libbrecht R, Corona M, Wende F, et al (2013) Interplay between insulin signaling, juvenile hormone, and vitellogenin regulates maternal effects on polyphenism in ants. *Proc Natl Acad Sci* 110:11050–11055.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1221781110>
- López-Incera A, Nouvian M, Ried K, et al (2021) Honeybee communication during collective defence is shaped by predation. *BMC Biol* 19:1–16.  
<https://doi.org/10.1186/s12915-021-01028-x>
- Ma R, Rangel J, Grozinger CM (2019) Honey bee (*Apis mellifera*) larval pheromones may regulate gene expression related to foraging task specialization. *BMC Genomics* 20:1–15. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5923-7>
- Malhi Y, Franklin J, Seddon N, et al (2020) Climate change and ecosystems: Threats, opportunities and solutions. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 375:.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0104>
- Mattila HR, Harris JL, Otis GW (2001) Timing of production of winter bees in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Insectes Soc* 48:88–93.  
<https://doi.org/10.1007/PL00001764>
- McQuillan HJ, Nakagawa S, Mercer AR (2014) Juvenile hormone enhances aversive learning performance in 2-day old worker honey bees while reducing their attraction to queen mandibular pheromone. *PLoS One* 9:1–10.



<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112740>

Michelsen A, Kirchner WH, Andersen BB, Lindauer M (1986) The tooting and quacking vibration signals of honeybee queens: a quantitative analysis. *J Comp Physiol A* 158:605–611. <https://doi.org/10.1007/BF00603817>

Michelsen A, Towne WF, Kirchner WH, Kryger P (1987) The acoustic near field of a dancing honeybee. *J Comp Physiol A* 161:633–643. <https://doi.org/10.1007/BF00605005>

Mohammedi A, Crauser D, Paris A, Le YC (1996) Effect of a brood pheromone on honeybee hypopharyngeal glands. *Comptes rendus l'Academie des Sci Ser III, Sci* 319:769–772

Morimoto T, Kojima Y, Toki T, et al (2011) The habitat disruption induces immune-suppression and oxidative stress in honey bees. *Ecol Evol* 1:201–217. <https://doi.org/10.1002/ece3.21>

Münch D, Amdam G V (2010) The curious case of aging plasticity in honey bees. *FEBS Lett* 584:2496–2503. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2010.04.007>

Münch D, Ihle KE, Salmela H, Amdam G V (2015) Vitellogenin in the honey bee brain: Atypical localization of a reproductive protein that promotes longevity. *Exp Gerontol* 71:103–108. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2015.08.001>

Mutti NS, Dolezal AG, Wolschin F, et al (2011a) IRS and TOR nutrient-signaling pathways act via juvenile hormone to influence honey bee caste fate. *J Exp Biol* 214:3977–3984. <https://doi.org/10.1242/jeb.061499>

Mutti NS, Dolezal AG, Wolschin F, et al (2011b) IRS and TOR nutrient-signaling pathways act via juvenile hormone to influence honey bee caste fate. *J Exp Biol* 214:3977–3984. <https://doi.org/10.1242/jeb.061499>

Naug D (2009) Nutritional stress due to habitat loss may explain recent honeybee colony collapses. *Biol Conserv* 142:2369–2372. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.04.007>

Naug D, Gibbs A (2009) Behavioral changes mediated by hunger in honeybees infected with *Nosema ceranae*. *Apidologie* 40:595–599. <https://doi.org/10.1051/apido/2009039>

- Nurnberger F, Hartel S, Steffen-Dewenter I (2018) The influence of temperature and photoperiod on the timing of brood onset in hibernating honey bee colonies. *PeerJ* 6:e4801. <https://doi.org/10.7717/peerj.4801>
- Ogilvie JE, Forrest JR (2017) Interactions between bee foraging and floral resource phenology shape bee populations and communities. *Curr Opin Insect Sci* 21:75–82. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.015>
- Oreshkova A, Scofield S, Amdam G V. (2024) The effects of queen mandibular pheromone on nurse-aged honey bee (*Apis mellifera*) hypopharyngeal gland size and lipid metabolism. *PLoS One* 19:1–19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0292500>
- Owen EL, Bale JS, Hayward SAL (2013) Can winter-active bumblebees survive the cold? Assessing the cold tolerance of *Bombus terrestris audax* and the effects of pollen feeding. *PLoS One* 8:1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080061>
- Pankiw T (2004) Brood pheromone regulates foraging activity of honey bees (Hymenoptera: Apidae). *J Econ Entomol* 97:748–751
- Pankiw T, Page Jr RE, Fondrk MK (1998a) Brood pheromone stimulates pollen foraging in honey bees (*Apis mellifera*). *Behav Ecol Sociobiol* 44:193–198
- Pankiw T, Rubink WL (2002) Pollen foraging response to brood pheromone by Africanized and European honey bees (*Apis mellifera* L.). *Ann Entomol Soc Am* 95:761–767
- Pankiw T, Winston ML, Robinson GE (1998b) Queen mandibular gland pheromone influences worker honey bee (*Apis mellifera* L.) foraging ontogeny and juvenile hormone titers. *J Insect Physiol* 44:685–692
- Parmesan C, Yohe G (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421:37–42. <https://doi.org/10.1038/nature01286>
- Patel A, Fondrk MK, Kaftanoglu O, et al (2007) The making of a queen: TOR pathway is a key player in diphenic caste development. *PLoS One* 1–7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0000509>
- Piulachs MD, Guidugli KR, Barchuk AR, et al (2003) The vitellogenin of the honey bee, *Apis mellifera*: structural analysis of the cDNA and expression studies. *Insect Biochem Mol Biol* 33:459–465

- Potts SG, Biesmeijer JC, Kremen C, et al (2010) Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol* 25:345–353.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Powney GD, Carvell C, Edwards M, et al (2019) Widespread losses of pollinating insects in Britain. *Nat Commun* 10:1–6. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-08974-9>
- Rajagopalan K, DeGrandi-Hoffman G, Pruett M, et al (2024) Warmer autumns and winters could reduce honey bee overwintering survival with potential risks for pollination services. *Sci Rep* 14:1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-55327-8>
- Ramsey MT, Bencsik M, Newton MI, et al (2020) The prediction of swarming in honeybee colonies using vibrational spectra. *Sci Rep* 10:1–17.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-66115-5>
- Requier F, Leyton MS, Morales CL, et al (2024) First large-scale study reveals important losses of managed honey bee and stingless bee colonies in Latin America. *Sci Rep* 14:1–15. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-59513-6>
- Rinderer E, Rothenbuhler C (1974) The influence of pollen on the susceptibility of honeybee larvae to *Bacillus* larvae. *J Invertebr Pathol* 23:347–350
- Rinderer TE, Dell Elliott K (1977) Worker Honey Bee Response to Infection with *Nosema apis*: Influence of Diet. *J Econ Entomol* 70:431–433.  
<https://doi.org/10.1093/jee/70.4.431>
- Robinson EJJ (2009) Physiology as a caste-defining feature. *Insectes Soc* 56:1–6
- Robinson GE (1987) Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone. *Behav Ecol Sociobiol* 20:329–338. <https://doi.org/10.1007/BF00300679>
- Robinson GE (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annu Rev Entomol* 37:637–665
- Robinson GE, Strambi C, Strambi A, Feldlaufer MF (1991) Comparison of juvenile hormone and ecdysteroid haemolymph titres in adult worker and queen honey bees (*Apis mellifera*). *J Insect Physiol* 37:929–935
- Roulston TH, Cane JH (2018) Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Syst Evol* 222:187–209

- Rueppell O, Fondrk MK, Jr REP (2007) Regulation of life history determines lifespan of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Exp Gerontol* 42:1020–1032.  
<https://doi.org/10.1016/j.exger.2007.06.002>
- Schulz DJ, Robinson GE (2001) Octopamine induces division of labor in honey bee colonies. *J Comp Physiol A* 187:53–61. <https://doi.org/10.1007/s003590000177>
- Seeley TD (2014) *Honeybee ecology: a study of adaptation in social life*. Princeton University Press, Princeton
- Sharif MZ, Wario F, Di N, et al (2021) Soundscape Indices: New Features for Classifying Beehive Audio Samples. *Sociobiology* 67:566–571.  
<https://doi.org/10.13102/sociobiology.v67i4.5860>
- Sherman PW, Lacey EA, Reeve HK, Keller L (1994) The eusociality continuum. *Behav Ecol* 6:102–108
- Slater GP, Yocum GD, Bowsler JH (2020) Diet quantity influences caste determination in honeybees (*Apis mellifera*): Caste determination in honey bees. *Proc R Soc B Biol Sci* 287:. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0614>
- Smedal B, Brynne M, Kreibich CD, Amdam G V. (2009) Brood pheromone suppresses physiology of extreme longevity in honeybees (*Apis mellifera*). *J Exp Biol* 212:3795–3801. <https://doi.org/10.1242/jeb.035063>
- Smith KM, Loh EH, Rostal MK, et al (2013) Pathogens, pests, and economics: Drivers of honey bee colony declines and losses. *Ecohealth* 10:434–445.  
<https://doi.org/10.1007/s10393-013-0870-2>
- Spivak M, Mader E, Vaughan M, Euliss NH (2011) The plight of the bees. *Environ Sci Technol* 45:34–38. <https://doi.org/10.1021/es101468w>
- Standifer LN, Moeller FE, Kauffeld NM, et al (1978) Supplemental feeding of honey bee colonies. *United States Dep Agric Agric Inf Bull* 413:1–8
- Stefanec M, Oberreiter H, Becher MA, et al (2021) Effects of Sinusoidal Vibrations on the Motion Response of Honeybees. *Front Phys* 9:1–10.  
<https://doi.org/10.3389/fphy.2021.670555>
- Taylor DJ, Robinson GE, Logan BJ, et al (1992) Changes in brain amine levels associated

- with the morphological and behavioural development of the worker honeybee. *J Comp Physiol A* 170:715–721
- Toth AL, Robinson GE (2005) Worker nutrition and division of labour in honeybees. *Anim Behav* 69:427–435. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.03.017>
- Treanore E, Amsalem E (2020) The effect of intrinsic physiological traits on diapause survival and their underlying mechanisms in an annual bee species *Bombus impatiens*. *Conserv Physiol* 8:1–12. <https://doi.org/10.1093/conphys/coaa103>
- Trhlin M, Rajchard J (2011) Chemical communication in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Vet Med (Praha)* 56:265–273. <https://doi.org/10.17221/1543-VETMED>
- Trunschke J, Junker RR, Kudo G, et al (2024) Effects of climate change on plant-pollinator interactions and its multitrophic consequences. *Alp Bot*. <https://doi.org/10.1007/s00035-024-00316-w>
- Ulyshen M, Horn S (2023) Declines of bees and butterflies over 15 years in a forested landscape. *Curr Biol* 33:1346–1350.e3. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.02.030>
- Uthoff C, Homsí MN, von Bergen M (2023) Acoustic and vibration monitoring of honeybee colonies for beekeeping-relevant aspects of presence of queen bee and swarming. *Comput Electron Agric* 205:107589. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2022.107589>
- Vanengelsdorp D, Evans JD, Saegerman C, et al (2009) Colony collapse disorder: a descriptive study. *PLoS One* 4:e6481. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006481>
- Wang Y, Li-Byarlay H (2015) *Physiological and Molecular Mechanisms of Nutrition in Honey Bees*, 1st edn. Elsevier Ltd.
- Wheeler DE, Buck NA, Evans JD (2014) Expression of insulin / insulin-like signalling and TOR pathway genes in honey bee caste determination. *Insect Mol Biol* 23:113–121. <https://doi.org/10.1111/imb.12065>
- Wilson EO (1971) *The Insect Societies*. Cambridge Belknap Press of Cambridge University Press
- Woodring J, Boulden M, Das S, Gäde G (1993) Studies on blood sugar homeostasis in the honeybee (*Apis mellifera*, L.). *J Insect Physiol* 39:89–97.

[https://doi.org/10.1016/0022-1910\(93\)90022-J](https://doi.org/10.1016/0022-1910(93)90022-J)

Wu Z, Guo W, Yang L, et al (2018) Juvenile hormone promotes locust fat body cell polyploidization and vitellogenesis by activating the transcription of Cdk6 and E2f1. *Insect Biochem Mol Biol* 102:1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2018.09.002>

Wyatt GR (1996) Cellular and Molecular Actions of Juvenile Hormone. II. Roles of Juvenile Hormone in Adult Insects. *Adv Genet* 26:1–155

Zattara EE, Aizen MA (2021) Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth* 4:114–123. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2020.12.005>