

Anatomie a histologie včely medonosné (*Apis mellifera*)

Kristýna Kubínková, Ivana Papežíková

Ústav ekologie a chorob zoozvířat, zvěře, ryb a včel

IVA VETUNI Brno, 2023

Úvod

Příručka obsahuje souhrnné informace o anatomii a mikroskopické anatomii včely medonosné, které jsou doplněny o popis základních fyziologických funkcí jednotlivých orgánů. Je určena především pro studenty předmětů zaměřených na chov včel, choroby včel a na technologii a hygienu včelích produktů.

Tato učební pomůcka vznikla z finanční podpory projektu IVA VETUNI 2023/FVHE/2190/27. Je koncipována jako výukový materiál určený pro posluchače VETUNI Brno a není určena k dalšímu šíření a kopírování.

Všechny makrofotografie a fotografie z optického mikroskopu byly pořízeny autorkami textu. Fotografie ze skenovacího a transmisního elektronového mikroskopu byly zahrnuty do publikace se souhlasem jejich autorů.

Poděkování

Velký dík patří Mgr. Ivoně Toulové za vytvoření anatomických schémat, Ing. Oldřichu Veverkovi z pokusného včelína Kývalka za poskytnutí včelích matek k preparaci, dále doc. RNDr. Petru Mikulíkovi, Ph.D. za zhotovení fotografií ze skenovacího elektronového mikroskopu a MVDr. Pavlu Kulichovi, Ph.D. za zhotovení fotografií z transmisního elektronového mikroskopu.

OBSAH

Včelstvo a jeho součásti	4
Anatomie dospělých včel	6
Anatomie vnitřních orgánů	18
Trávicí soustava	18
Tukové těleso	22
Dýchací soustava	22
Cévní soustava	24
Nervová soustava	25
Žlázová soustava	26
Žihadlový aparát	27
Pohlavní soustava	29
Literatura	33

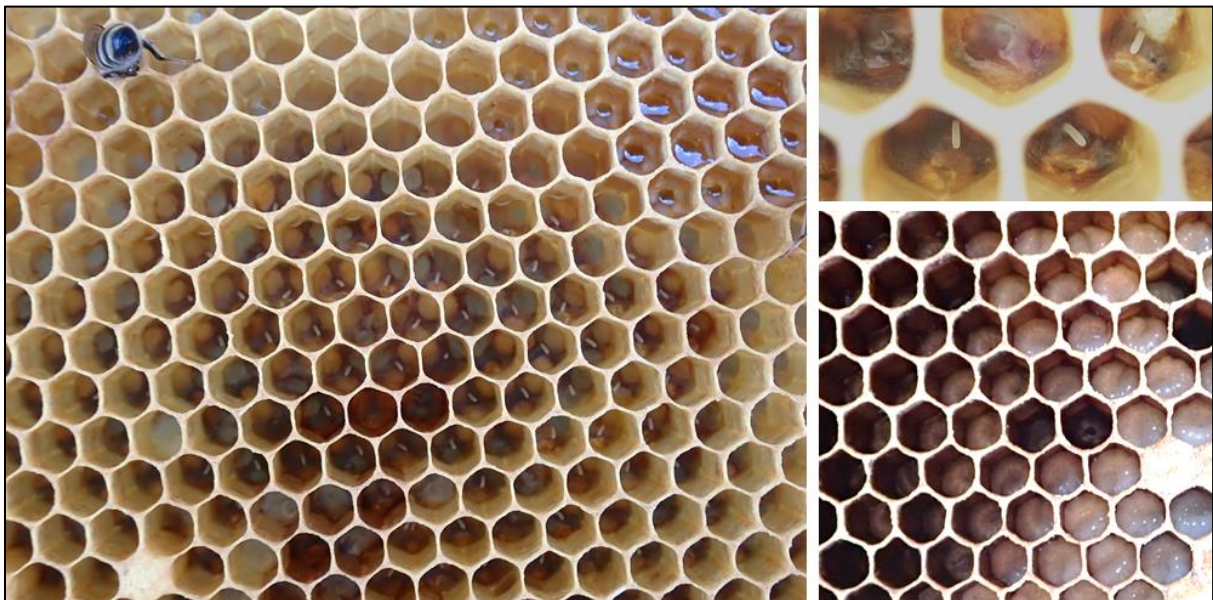
Včelstvo a jeho součásti

Základní biologickou jednotkou tvořenou včelami je **včelstvo**, ve kterém se nacházejí tři kasty včel lišící se morfologií i úlohou ve společenstvu. Je zde přítomna plodná samička (včelí **matka**), několik stovek až tisíc samců (**trubců**) a desítky tisíc samic se zakrnělými pohlavními orgány (**dělnic**). Matka i dělnice jsou součástí včelstva po celý rok. Trubci se ve zdravém včelstvu vyskytují obvykle jen v jarním a letním období. Dále se ve včelstvu vyskytují juvenilní jedinci (vajíčka, larvy, předkukly a kukly) souhrnně nazývaní **včelí plod** (Obr. 1). Další součástí včelstva je **včelí dílo** (voskové pláсты), ve kterém najdeme tři typy buněk – dělničí, trubčí a mateří (Obr. 2).

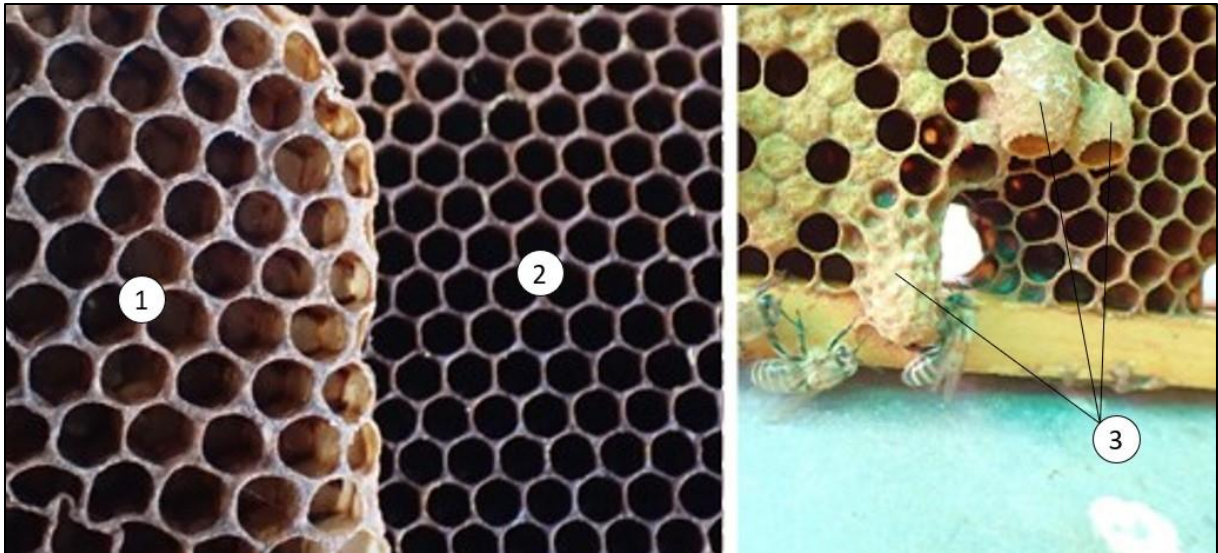
Dělnice (Obr. 3) dosahují velikosti 12–14 mm. Vyrůstají se v šestibokých buňkách o průměru přibližně 5,5 mm (Obr. 2).

Matka (Obr. 3) dosahuje velikosti 20–25 mm. Vyrůstá se ve velké vejčité buňce, matečnicku, která je na plástu umístěna vertikálně (Obr. 2). Matka má v porovnání s dělnicí dlouhý zadeček, který kaudálním směrem značně přesahuje za konec složených křídel a umožňuje jí dosáhnout při kladení vajíček až na dno plástové buňky.

Trubci (Obr. 3) se vyrůstají v šestibokých nebo válcovitých buňkách o průměru 6,15 – 6,90 mm (Obr. 2). V dospělosti jsou obvykle velcí okolo 20 mm. Mají zavalité tělo, tupě zakončený zadeček, při pohledu zepředu kulatou hlavu a velké oči. Není u nich vyvinut žihadlový aparát.



Obrázek 1. Včelí plod. Vlevo: vajíčka. Vpravo nahoře: detail vajíček a čerstvě vylíhlých larev. Vpravo dole: stočené larvy těsně před zavíčkováním.



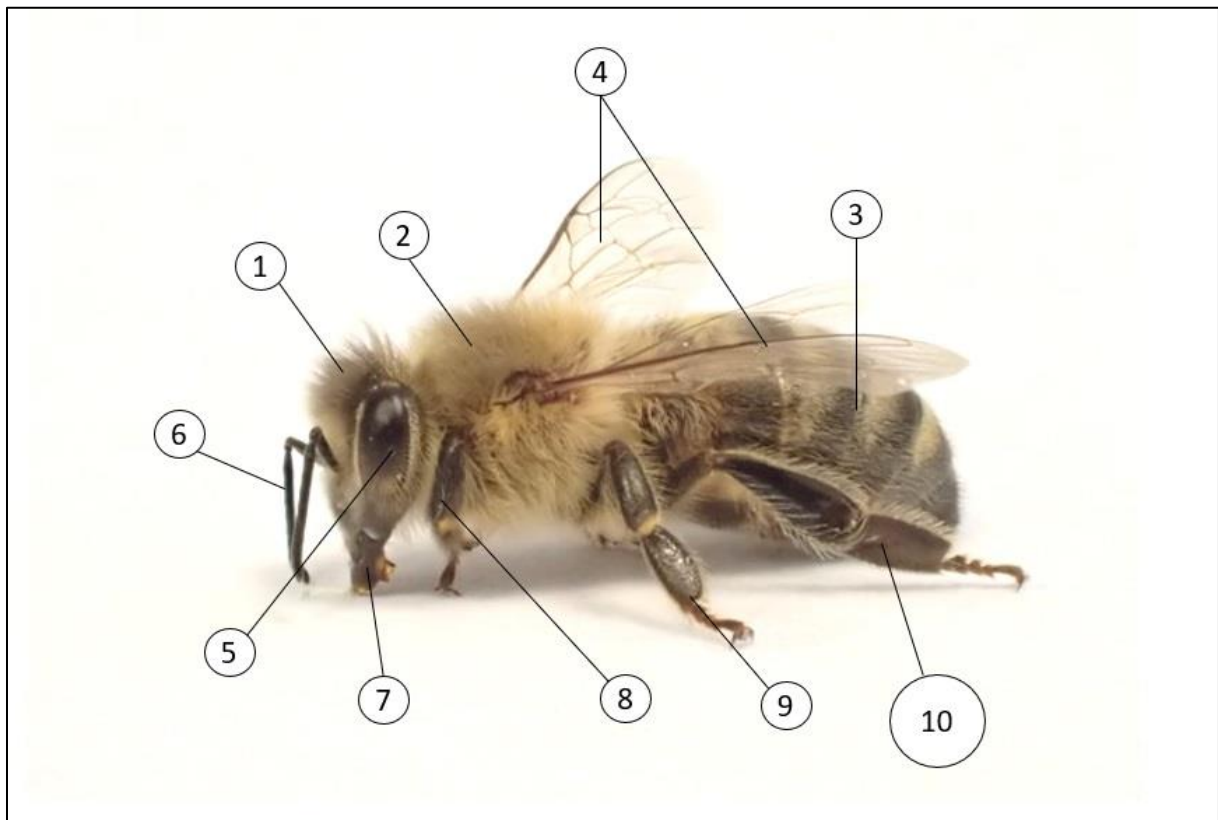
Obrázek 2. Včelí dílo. 1: trubčí buňky, 2: dělničí buňky, 3: matečnický.



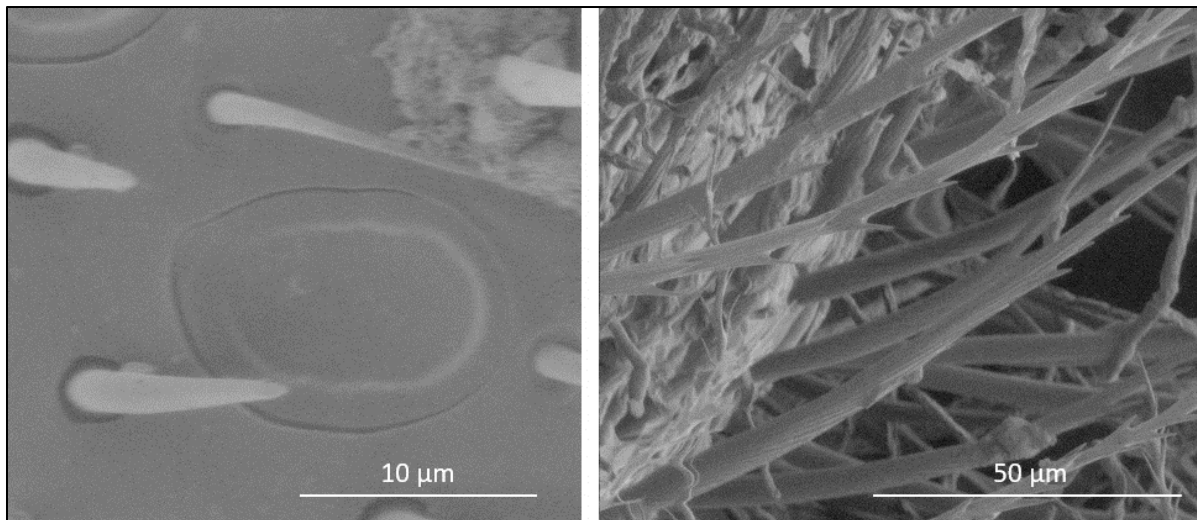
Obrázek 3. Porovnání velikosti a morfologie jednotlivých včelích kast. Zleva: trubec, matka, dělnice.

Anatomie dospělých včel

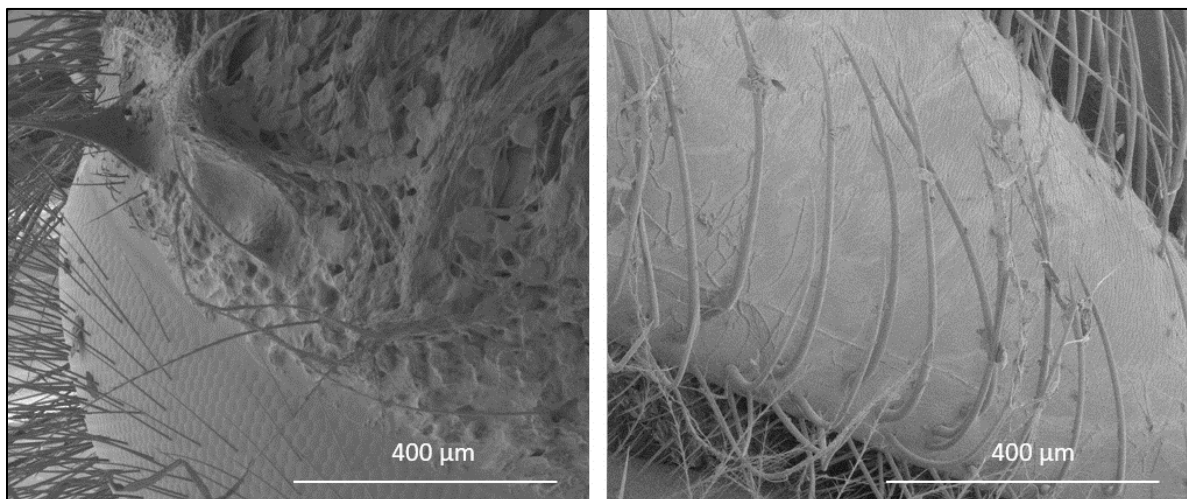
Tělo (*corpus*) včely je rozděleno na hlavu (*caput*), hruď (*thorax*) a zadeček (*abdomen*) (Obr. 4). Tělo je kryto kutikulou, která tvoří oporu těla a chrání měkké tkáně před mechanickým poškozením a před vysycháním. Základem kutikuly je polysacharid chitin, který tvoří komplexní strukturu s dalšími látkami, především s proteiny a lipidy. Kutikulu lze funkčně rozdělit na pevné štítky (sklerity) a pružné intersegmentální membrány, které spojují jednotlivé štítky a umožňují pohyb těla. Na povrchu těla najdeme několik typů chloupků, (*setae*), které mají různé funkce – sensorickou, ochrannou, nebo se uplatňují při sběru pylu (Obr. 5, 6, 7).



Obrázek 4. Vnější anatomie dospělé včely. 1: hlava, 2: hruď, 3: zadeček, 4: křídla, 5: složené oči, 6: tykadla, 7: ústní ústrojí, 8: noha 1. páru, 9: noha 2. páru, 10: noha 3. páru.



Obrázek 5. Fotografie ze skenovacího elektronového mikroskopu. Vlevo: detail krátkých sensorických chloupků, které jsou součástí vlasovitého smyslového ústrojí (*sensillum trichodeum*) a detail destičkového smyslového ústrojí (*sensillum placodeum*) na tykadle včely. Vpravo: detail rozvětvených chloupků, které se uplatňují při sběru pylu.

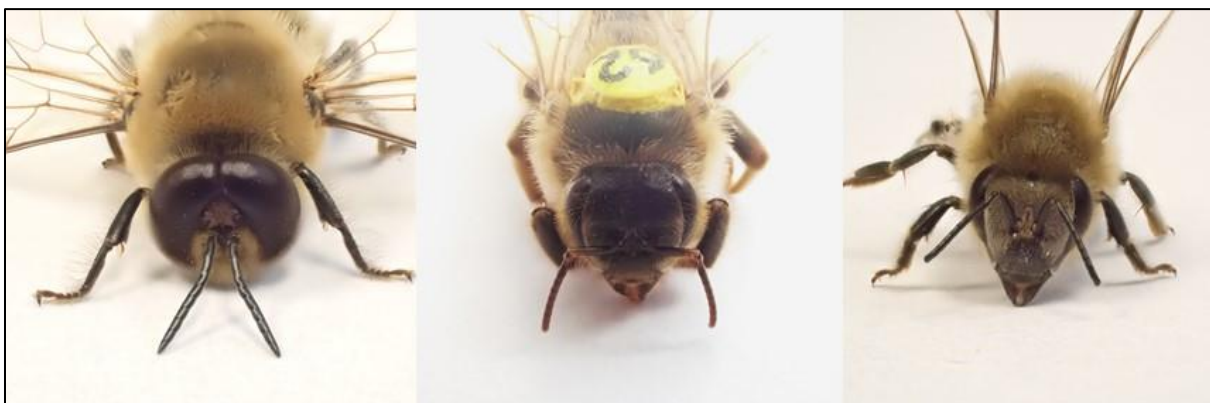


Obrázek 6. Fotografie ze skenovacího elektronového mikroskopu. Vlevo: řídké nerozvětvené chloupky na povrchu složeného oka. Vpravo: silné nerozvětvené chloupky pylového košíčku.

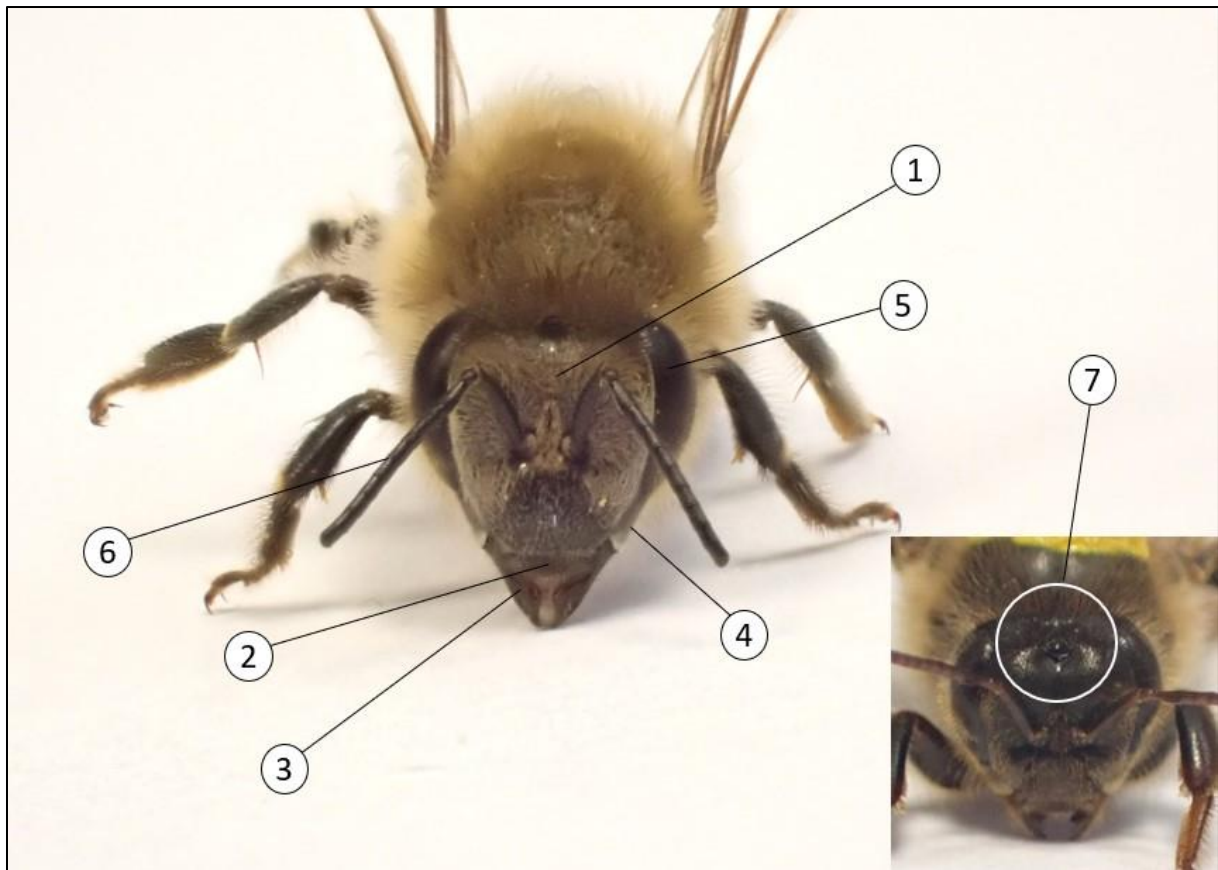


Obrázek 7. Na rozvětvených chloupkách na povrchu těla se při pohybu v květech snadno zachycují pylová zrna.

Hlava dělnice má při pohledu zepředu trojúhelníkovitý tvar, hlava matky srdcovitý tvar a hlava trubce kruhový tvar (Obr. 8). Na hlavě je patrný chitínový čelní štítek (*clypeus*), jehož dolní část se kloubí s horním pyskem (*labrum*). Laterálně od čelního štítku jsou líce (*genae*), které se ve spodní části kloubí s kusadly (*mandibulae*). Po stranách hlavy jsou umístěny dvě velké složené oči (*oculi compositi*) (Obr. 9).

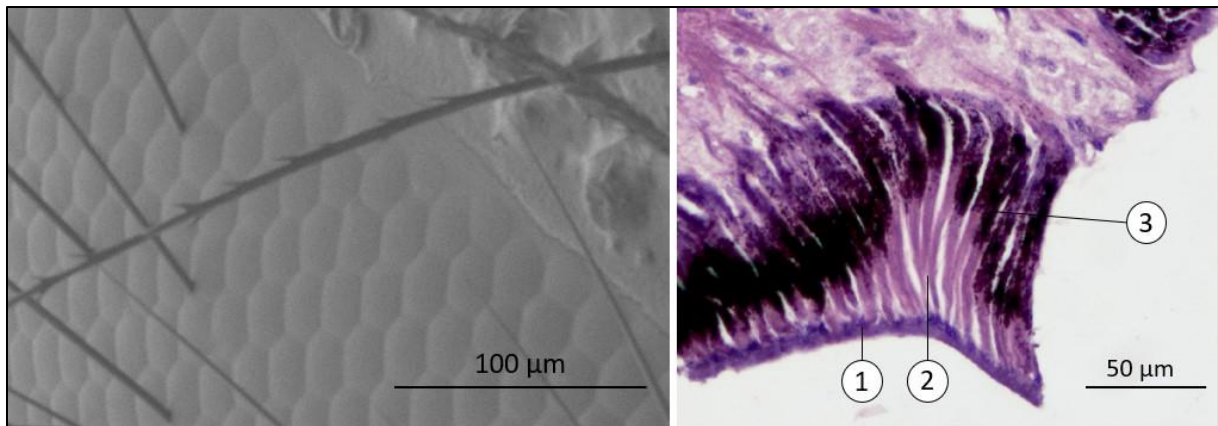


Obrázek 8. Zleva: hlava trubce, matky a dělnice.



Obrázek 9. Hlava. 1: čelní štítek, 2: horní pysk, 3: kusadla, 4: líce, 5: složené oko, 6: tykadlo, 7: tři jednoduchá očka na hlavě matky.

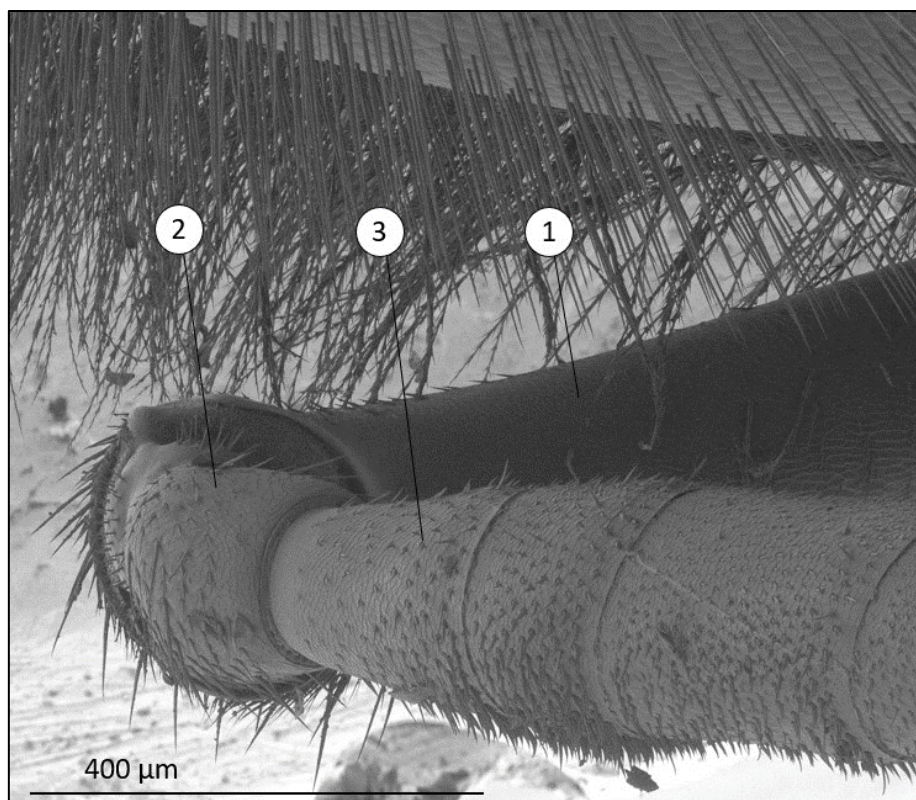
Složené oči se skládají z malých šestibokých oček (*ommatidií*). Každé ommatidium je samostatným jednoduchým okem. Má tvar úzkého dlouhého kuželu a je složeno z transparentní šestiboké rohovky, krystaliního kuželu, sensorických a pigmentových buněk a optického nervu (Obr. 10). Povrch složeného oka je porostlý řídkými jednoduchými chloupky, které chrání oko před kontaktem s prachovými částicemi, aniž by výrazně omezovaly vidění (Obr. 6). Složené oči trubců jsou ve srovnání s očima dělnic a matek výrazně větší (Obr. 8) a obsahují přibližně dvojnásobný počet ommatidií. Kromě složených očí jsou na hlavě tři jednoduchá očka (*ocelli*) uspořádaná do trojúhelníku (Obr. 9), která slouží k vnímání intenzity světla. U dělnic a matek jsou umístěna na temeni hlavy, u trubců těsně nad tykadly.



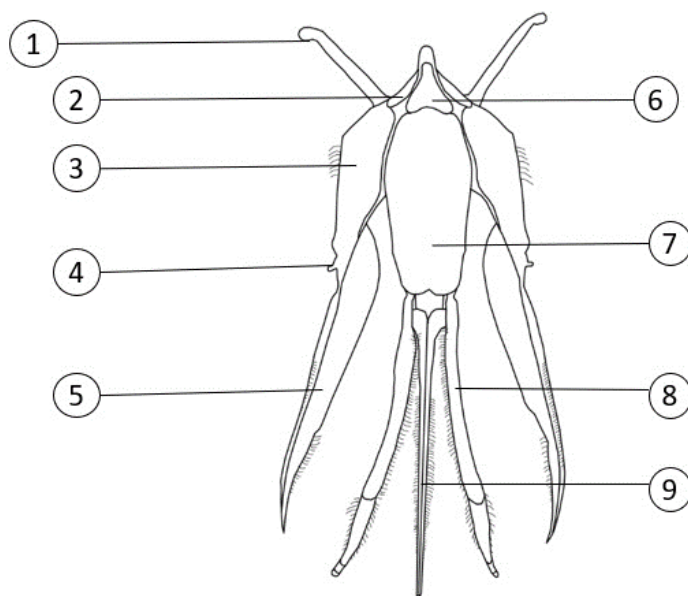
Obrázek 10. Vlevo: detail složeného oka pod skenovacím elektronovým mikroskopem. Vpravo: příčný řez složeným okem. 1: čočka, 2: krystalinní kužel, 3: pigmentové buňky.

Párová tykadla (*antennae*) včely se skládají z násadce (*scapus*), prstence (*pedicellus*) a bičíku (*flagellum*). Bičík tykadla je u matek a dělnic složen z 10 dutých chitinových článků, u trubce z 11 článků (Obr. 9, 11). Na tykadlech jsou umístěna smyslová ústrojí čichu a hmatu. Tyto smysly fungují zejména prostřednictvím drobných chloupků. Sensorické chloupky se vyskytují po celém těle, největší koncentrace je však právě na hlavě a tykadlech. Ke kutikule jsou připojeny kulovitým kloubkem. Jejich sebemenší pohyb dráždí nervová zakončení na spodní straně kloubu a vysílá tak podněty do centrální nervové soustavy. Díky chemoreceptorům a mechanoreceptorům v tykadlech mohou včely reagovat na pachové, chemické, mechanické či další podněty. Jejich další funkcí je komunikace pomocí detekce feromonů, dále hledání potravy a vody nebo hledání vhodného místa pro kladení vajíček.

Dále je na hlavě umístěno ústní ústrojí včely, které se skládá z horního pysku, kusadel a sosáku. Horní pysk (*labrum*) je plochá destička kryjící bázi párových kusadel (*mandibulae*), která jsou kloubně napojena na líce a čelní štítek. Kusadla vybíhají v dlátovitou kousací plochu a ohraničují ze svrchní strany ústní otvor. Líhnoucí se včely používají kusadla k odkousání voskových víček při vybíhání z buňky, dělnice je pak používají k různým kousacím úkonům. Sosák (*proboscis*) slouží jako ústrojí lízavě savé. Skládá se z párových čelistí a z nepárového dolního pysku. Za klidového stavu je sosák složen do tvaru písmene Z v mělké prohlubni na spodině hlavy, v tzv. ústním poli. Při vysunutí sosáku se přiloží pysková makadla (*palpi labiales*) k dásním (*galeae*) a vytvoří vzduchotěsnou rourku, ve které se pohybuje nepárový jazýček (*glossa*) zakončený lžičkou (*labellum*) (Obr. 12, 13).



Obrázek 11. Detail tykadla pod skenovacím elektronovým mikroskopem. 1: násadec, 2: prstenec, 3: bičík složený z článků.



Obrázek 12. Stavba sosáku včely (upraveno podle Snodgrass, 2010). Čelisti (*maxillae*, 1–5) a dolní pysk (*labium*, 6–9). 1: stěžež (*cardo*), 2: uzdička (*lorum*), 3: násadec (*stipes*), 4: makadlo čelisti (*palpus maxillaris*), 5: dáseň (*galea*), 6: podbradek (*submentum*), 7: brada (*mentum*), 8: pyskové makadlo (*palpus labialis*), 9: jazýček (*glossa*). Pozn: čelisti jsou pro větší přehlednost odsunuty laterálně od dolního pysku.



Obrázek 13. Vlevo: ústní ústrojí dělnice. 1: čelisti, 2: pysková makadla, 3: jazýček. Pozn: čelisti jsou pro větší přehlednost mírně odsunuty od dolního pysku. Vpravo nahoře: ústní ústrojí matky. Sosák je výrazně kratší než u dělnic. Vpravo dole: detail jazýčku dělnice.

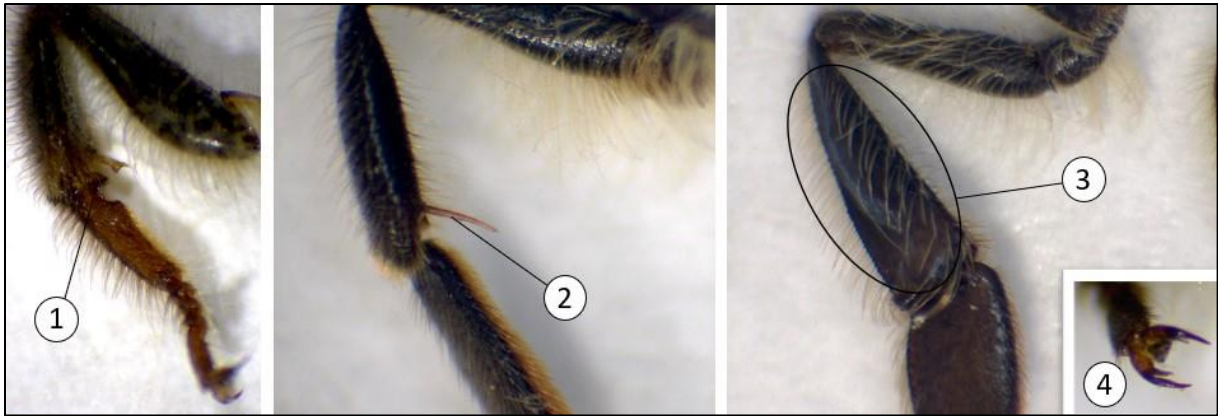
Hrud' (*thorax*) se skládá ze tří hrudních článků – předohradi (*prothorax*), středohradi (*mesothorax*) a zadohradi (*metathorax*), ke kterým se přikládá vzadu ještě další článek, tzv. krycí (bedro, *propodeum*), patřící vývojově k zadečce (viz dále). Kaudální část bedra vytváří stopkovité zúžení mezi hrudí a zadečkem (*petiola*), které umožňuje ohýbání zadečku (např. při použití žihadla). Každý hrudní článek je tvořen částí dorsální (*tergit*, *notum*) a ventrální (*sternit*), které jsou spojeny částí boční (*pleura*). K hrudi jsou kloubně připojeny tři páry nohou a dva páry křídel. Z každého hrudního článku odstupuje jeden pár nohou, křídla odstupují ze středohradi a zadohradi.

Kostra nohou se skládá z chitínových článků, které do sebe zapadají. Z hrudních článků vystupuje kyčel (*coxa*), následuje příkyčlí (*trochanter*), stehno (*femur*), holeň (*tibia*), pata (*metatarsus*) a chodidlo (*tarsus*) (Obr. 14). Chodidlo se skládá z pěti článků, z nichž poslední je

opatřen přilnavým polštářkem a dvěma drápkami (Obr. 15). Na proximálním konci paty prvního páru nohou je umístěn půlkruhovitý žlábek s chitinovými tuhými chlupy, který spolu s plochou ostruhou na holeni slouží k čištění tykadel. Je vyvinut u dělnic, u matek i u trubců. Druhý pár nohou dělnic je na holeni vybaven dlouhým trnem, který slouží k vypichování rouskového pylu z košíčku. Třetí pár nohou je nejmohutnější. Na vnější straně holeně třetího páru nohou je u dělnic umístěn pylový košíček (*corbicula*) (Obr. 15, 19). Jedná se o mělkou lysou prohlubeň ohraničenou tuhými chloupky. Na distálním konci prohlubně je umístěn trn, kolem něhož včela začíná nabalovat pyl a formovat tzv. pylovou rousku (Obr. 16).



Obrázek 14. Vlevo noha 3. páru. 1: kyčel, 2: příkylčí, 3: stehno, 4: holeň, 5: chodidlo složené z pěti článků, 6: pata (první a největší článek chodidla). Uprostřed noha 2. páru. Vpravo noha 1. páru.

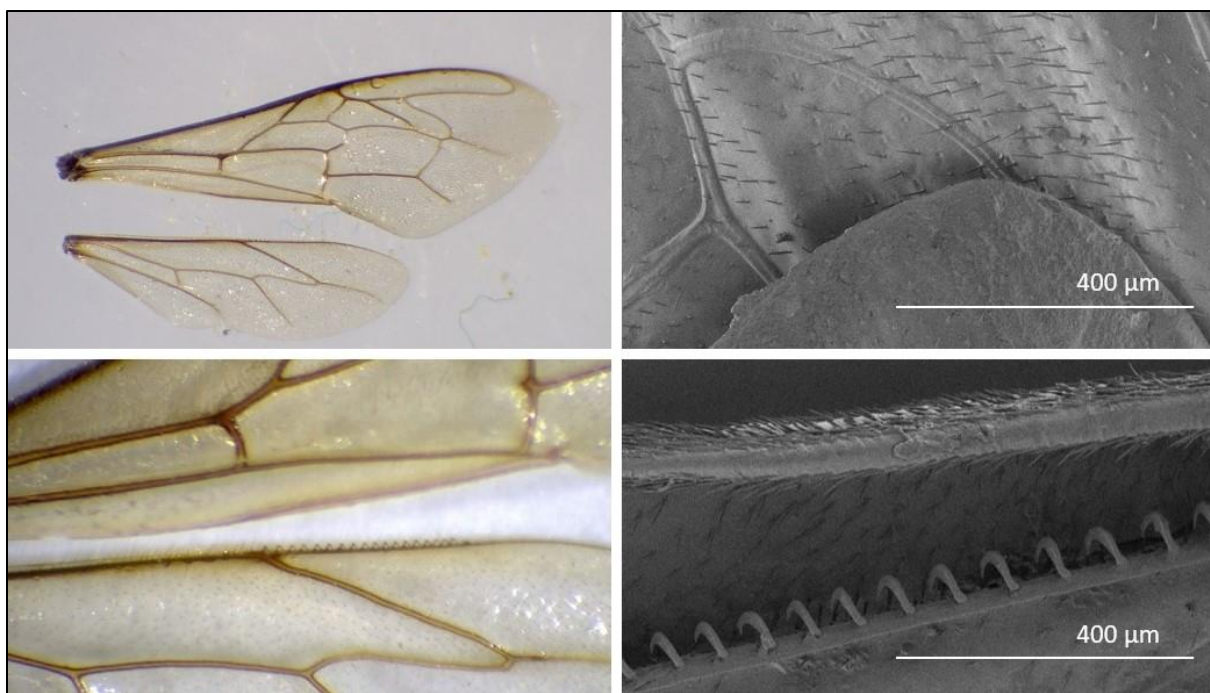


Obrázek 15. 1: detail ústrojí na čištění tykadel na noze prvního páru, 2: trn na vypichování pylové rousky na noze 2. páru, 3: pylový košíček na noze třetího páru, 4: poslední článek chodidla s přilnavým polštářkem a drápky.



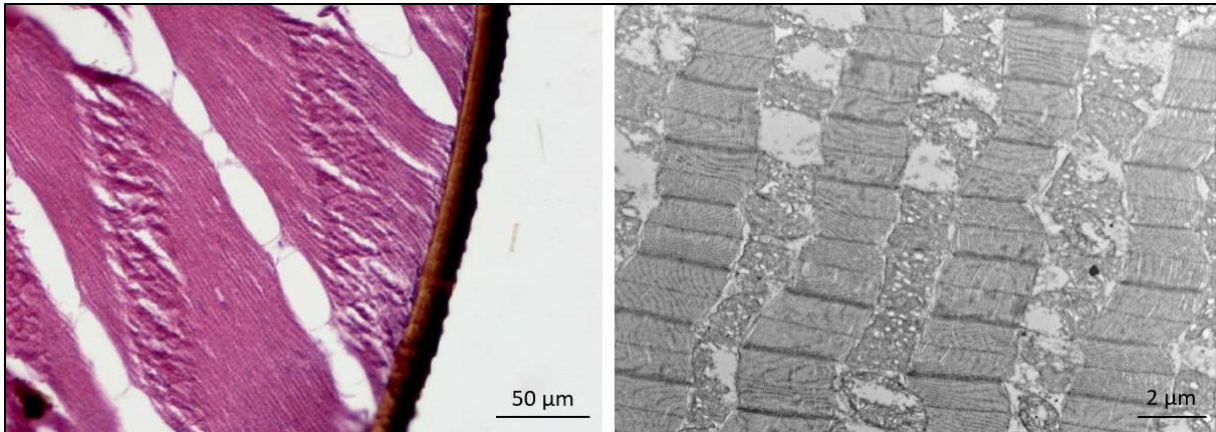
Obrázek 16. Vlevo: dělnice s pylovou rouskou v košíčku. Vpravo: dělnice s pylovým košíčkem naplněným pryskyřicí.

V pylovém košíčku včely přenášejí také pryskyřice pro tvorbu propolisu (Obr. 16). U trubců a matek není pylový košíček vyvinut. Vnitřní strany pat dělnic jsou vybaveny kartáčky, na nichž se zachycuje pyl, později ukládaný do košíčků. Pohyb nohou ovládají svaly, které se nacházejí přímo uvnitř některých článků. V holeních všech párů nohou se nachází tzv. strunkový orgán (*sensillae chordotinales*), který je považován za smyslové ústrojí sluchu a rovnováhy.



Obrázek 17. Vlevo nahoře: křídlo prvního a druhého páru. Vlevo dole: řada háčků na přední hraně zadního křídla, pod preparačním mikroskopem. Vpravo nahoře: detail žilnatiny křídel pod skenovacím elektronovým mikroskopem. Vpravo dole: detail háčků pod skenovacím elektronovým mikroskopem.

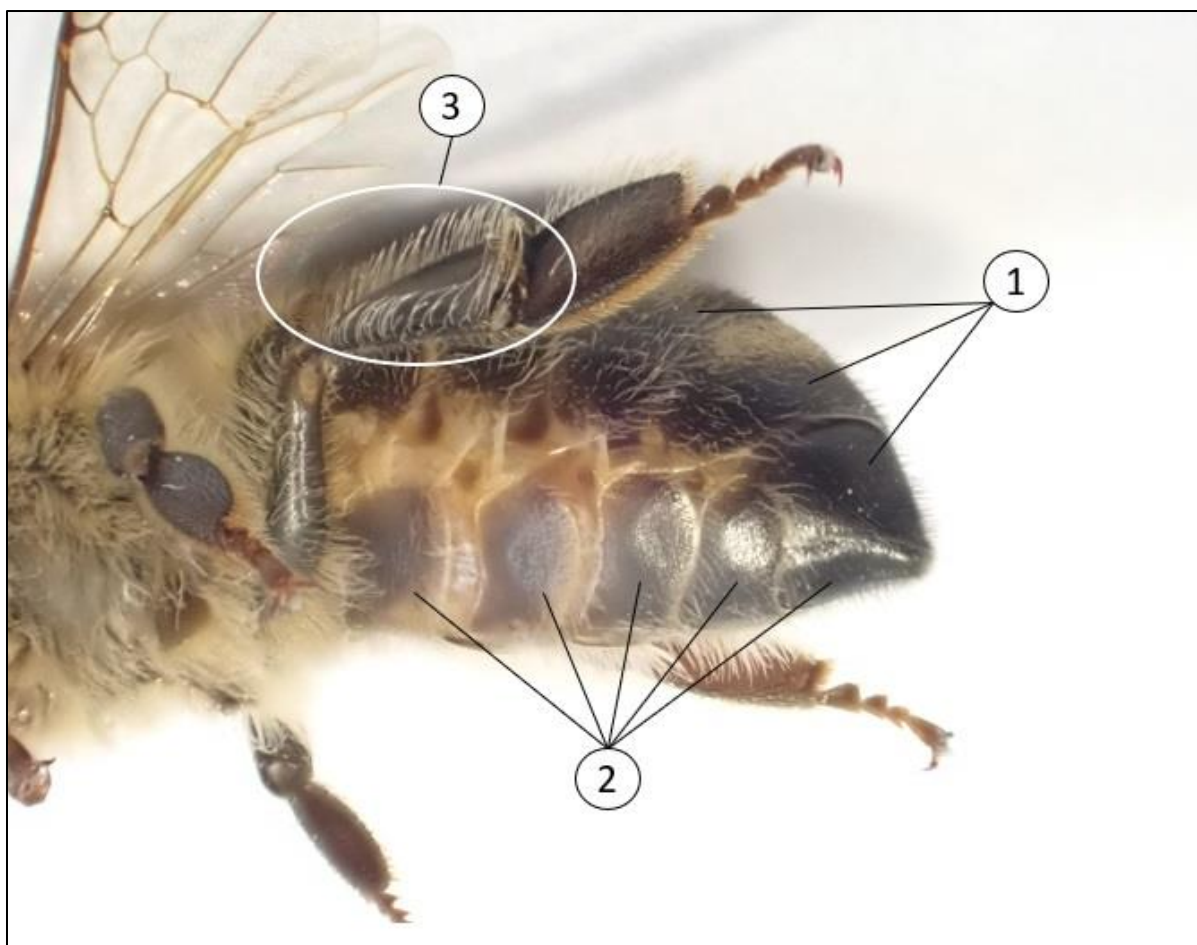
Blanitá křídla včely jsou vychlípeniny kutikuly, do kterých během metamorfózy v dospělce pronikly žilky, jimiž do křídel vedou vzdušnice a nervy a proudí hemolymfa (Obr. 17). Žilnatina také slouží jako výztuž křídel. Povrch křídel je řídkce porostlý krátkými jednoduchými chloupky. Zadní pár křídel je na předním okraji vybaven řadou háčků (Obr. 17), které se při letu zaklesnou do žlábků na zadním okraji předního páru křídel, čímž je zajištěna koordinace pohybu předního a zadního křídla. Ve stavu klidu nejsou křídla spojena. Křídla jsou uváděna do pohybu létacími svaly, které vyplňují téměř celou hrud'. Přímé létací svaly se upínají na klouby křídel; nepřímé létací svaly se upínají na vnitřní stěny a kostru hrudi (Obr. 18).



Obrázek 18. Vlevo: nepřímé létací svaly upínající se na vnitřní stranu kutikuly hrudi. Vpravo: příčně pruhovaná svalovina včely pod transmisioním elektronovým mikroskopem.

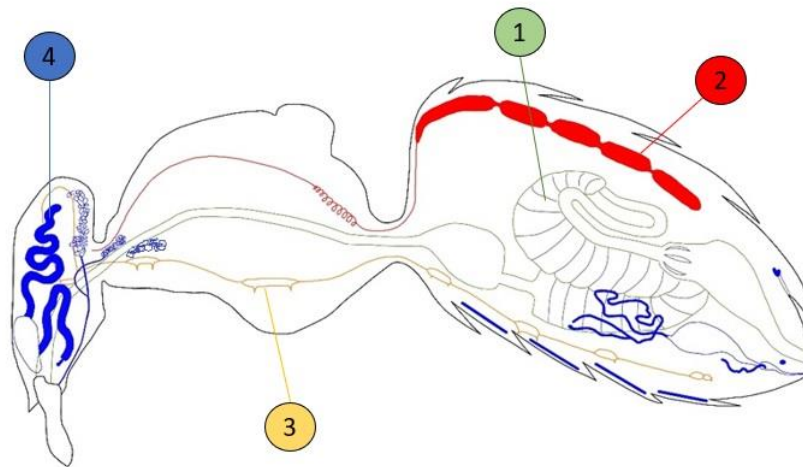
Zadeček (*abdomen*) je tvořen články, které se skládají z dorsálních štítků (*tergitů*) a ventrálních štítků (*sternitů*) navzájem spojených pružnými intersegmentálními membránami (*membranae intersegmentales*) (Obr. 19). Spojení je poměrně volné a umožňuje velké roztažení zadečku při zvětšování objemu vnitřních orgánů (hlavně medného váčku, výkalového vaku nebo vaječníků). Matky a dělnice mají na zadečku šest viditelných článků. Trubci mají sedm viditelných článků tergálních a osm sternálních (tj. z osmého článku je viditelný pouze sternit).

Pozn.: zadeček při metamorfóze v dospělce vzniká z posledních deseti článků těla larvy. Z prvního z těchto článků vzniká bedro (*propodeum*), které je tedy vývojově součástí zadečku, ale morfologicky tvoří součást hrudi. První viditelný článek na zadečku dospělce je tedy až druhým „zadečkovým“ článkem embrya, proto se v odborné literatuře označuje jako druhý abdominální segment (A2), šestý viditelný zadečkový článek se označuje jako A7.



Obrázek 19. Zadeček dělnice z ventrolaterálního pohledu, tergity a sternity spojené intersegmentálními membránami. 1: tergity, 2: sternity, 3: pylový košíček na noze 3. páru.

Anatomie vnitřních orgánů



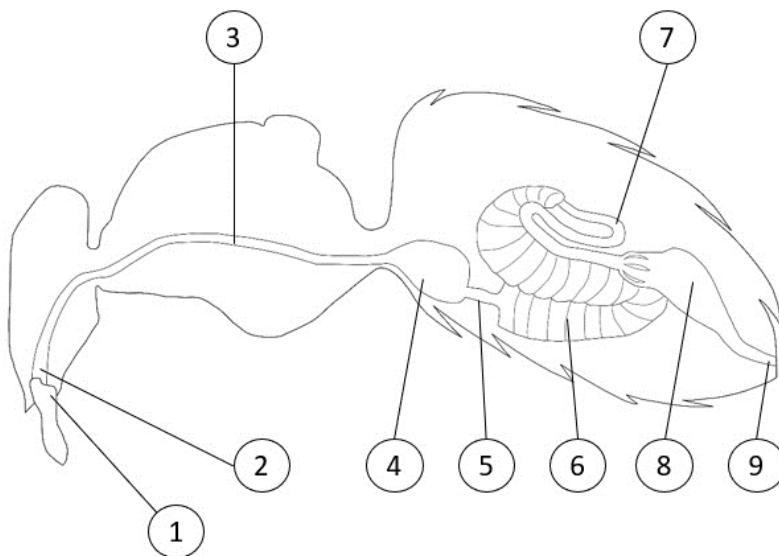
Obrázek 20. Topografie vnitřních orgánů u dělnice 1: trávicí soustava, 2: oběhová soustava, 3: nervová soustava, 4: žlázy. Upraveno podle A. Tofilski (www.honeybee.drawing.org).

Trávicí soustava. Slouží k přijímání potravy, k jejímu přenášení a zpracování a rovněž k vylučování nestrávených zbytků potravy (případně k jejich hromadění). Začíná ústním otvorem umístěným na spodině hlavy, který vede přímo do hltanu. Ústa jsou opatřena kusadly a sosákem. Vlastní trávicí soustava se skládá ze tří částí. První část, tzv. **stomodeum** je ektodermálního původu. V této části nejsou přítomny žlázy a nedochází zde k sekreci trávicích enzymů a ke vstřebávání živin. *Stomodeum* zahrnuje hltan (*pharynx*), jícen (*oesophagus*) (Obr. 21, 22, 23, 24), medný váček neboli medné volátko (*ingluvies*) (Obr. 21, 22, 23, 24) a česlo (*proventriculus*) (Obr. 21, 22, 23). Medný váček má tenkou, silně roztažitelnou stěnu. Slouží k přenášení nektaru, medovice a vody. V medném váčku nejsou přítomny žlázy a nedochází zde ke vstřebávání potravy, začíná zde však přeměna nektaru/medovice na med za účasti enzymu invertázy, který je produkován hltanovými žlázami vyúsťujícími do hltanu. Obsah medného váčku může včela zpětně vyvrhovat. Na medný váček navazuje česlo (*proventriculus*), které brání zpětnému pronikání obsahu žaludku do medného váčku. Česlo má nálevkovitý tvar. Rozšířená kraniální část se vchlipuje do medného váčku. Tato část je tvořena čtyřmi laloky opatřenými silnou vrstvou svaloviny, které dokáží česlo těsně uzavřít (Obr. 23). Kaudálním směrem se česlo zužuje a pokračuje jako česlová rourka, jejíž kaudální konec volně ční do dutiny žaludku (Obr. 25).

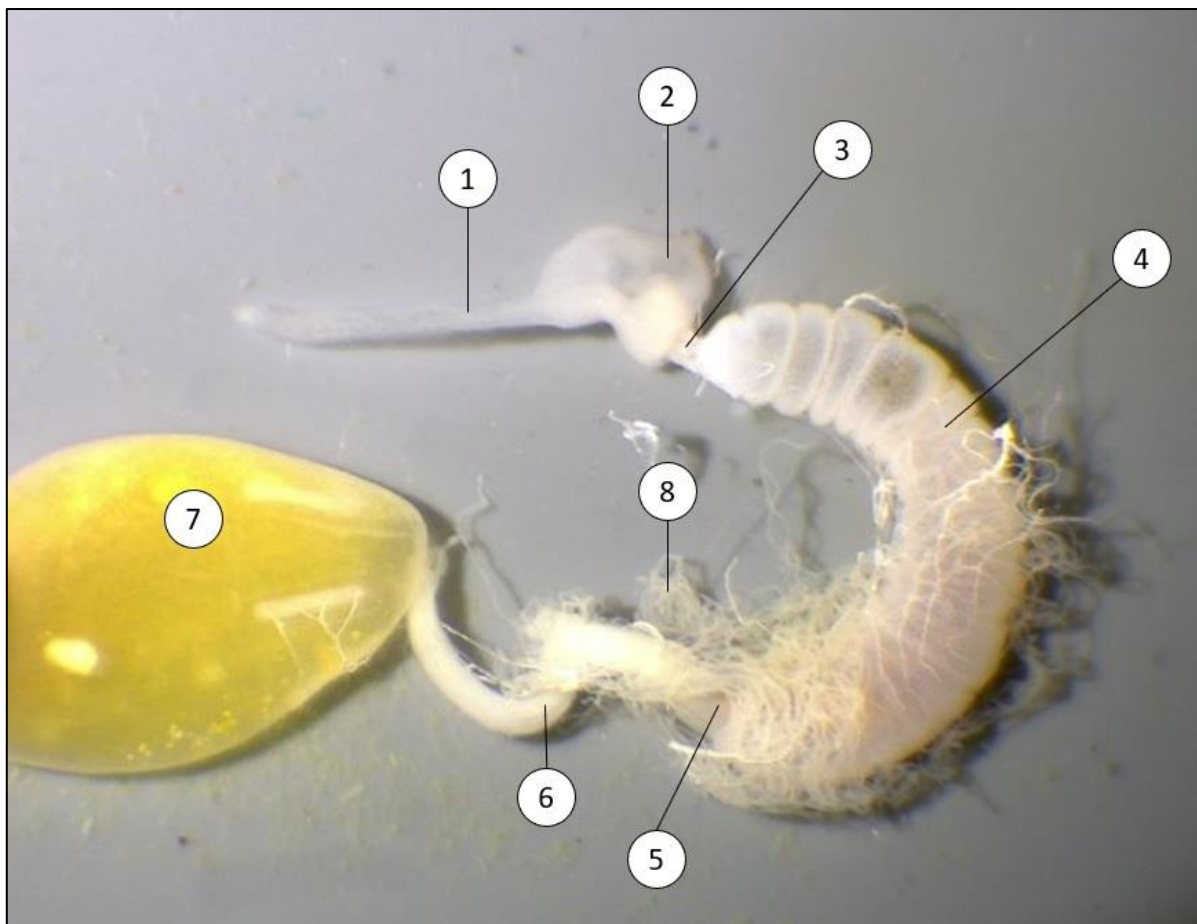
Pozn: česlo je někdy nazýváno tzv. „pravými ústy“ včely. Teprve potrava, která projde česlem do žaludku, je strávena, vstřebána a využita ve prospěch jedince.

Další úsek trávicí trubice, žaludek (**mesenteron**), je entodermálního původu. Probíhá zde hlavní část trávení. *Mesenteron* má podobu protáhlého ohnutého váčku, který je na povrchu příčně zřasený (Obr. 21, 22). Na vnějším povrchu se nacházejí svalové buňky, které zajišťují

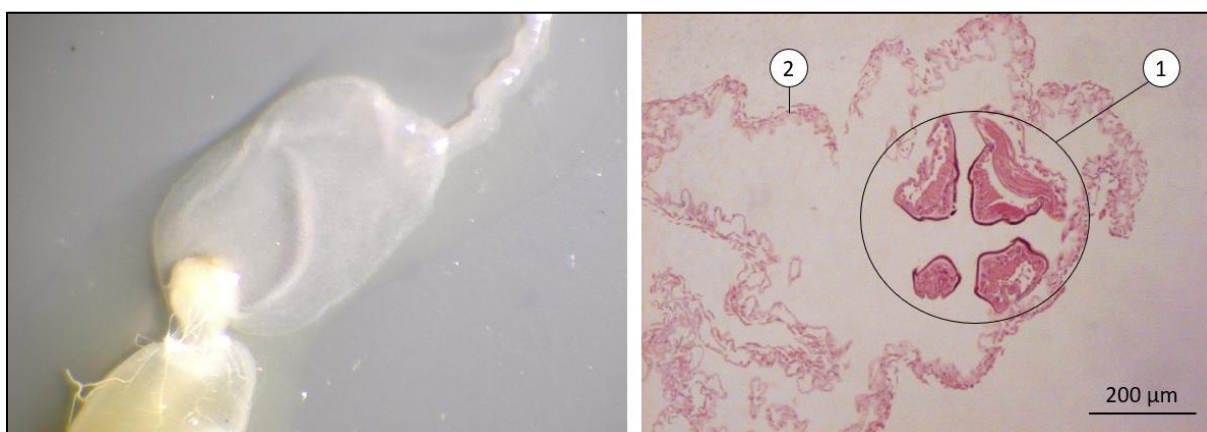
peristaltické pohyby žaludku. Pod svalovými buňkami je bazální membrána, na kterou nasedají epiteliální buňky, které produkují trávicí enzymy a vstřebávají živiny. Žaludeční epitel je bohatě žřasený, čímž je zajištěna velká resorpční plocha. Obnova epiteliálních buněk probíhá v regeneračních kryptách. Epiteliální buňky žaludku produkují chitinová vlákna, která se na sebe skládají ve vrstvách a společně s glykoproteinovou a proteoglykanovou matrix vytvářejí komplexní strukturu – tzv. peritrofickou membránu (Obr. 25). Peritrofická membrána tvoří mechanickou bariéru mezi pozřenou potravou a epitelem žaludku a brání poranění žaludečního epitelu ostrými částicemi, např. výběžky pylových zrn. Také brání průniku některých patogenů k epiteliálním buňkám. Přes peritrofickou membránu však mohou volně procházet trávicí enzymy, živiny a voda. Žaludek je zakončen krátkým pylorom opatřeným pylorickou chlopní (*valvula pylorica*), která reguluje pasáž obsahu žaludku do tenkého střeva. V oblasti pyloru ústí do trávicí trubice **Malpighiho tubuly** (*vasa Malpighii*) sloužící k exkreci (Obr. 27). Jedná se o shluk 100–150 jemných slepě zakončených trubiček dosahujících délky až 20 mm, které jsou v kontaktu s hemolymfou. Zajišťují osmoregulaci a odvádějí škodliviny z hemolymfy do střeva. Další částí trávicí trubice je zadní střevo, tzv. **proctodeum**. *Proctodeum* je ektodermálního původu, takže zde nedochází k sekreci trávicích enzymů. Je však bohatě osídleno mikroorganismy, které využívají nestrávené zbytky potravy a produkují řadu metabolitů, které jsou vstřebávány a využívány organismem včely. *Proctodeum* začíná tenkým střevem (*ileum*). Tenké střevo přechází ve výkalový vak (Obr. 26), který představuje přední část konečníku (*rectum*). Je schopen velkého rozšíření. V zimním období, kdy včely nelétají, se v něm hromadí nestrávené zbytky potravy. V přední části výkalového vaku se nacházejí konečnickové žlázy (*glandulae rectales*) (Obr. 26). Tvoří je šest podélných proužků dlouhých 1,0 až 1,5 mm. Jejich sekret brzdí rozvoj hnilobných bakterií přítomných ve výkalovém vaku. Celá trávicí soustava je zakončena análním otvorem.



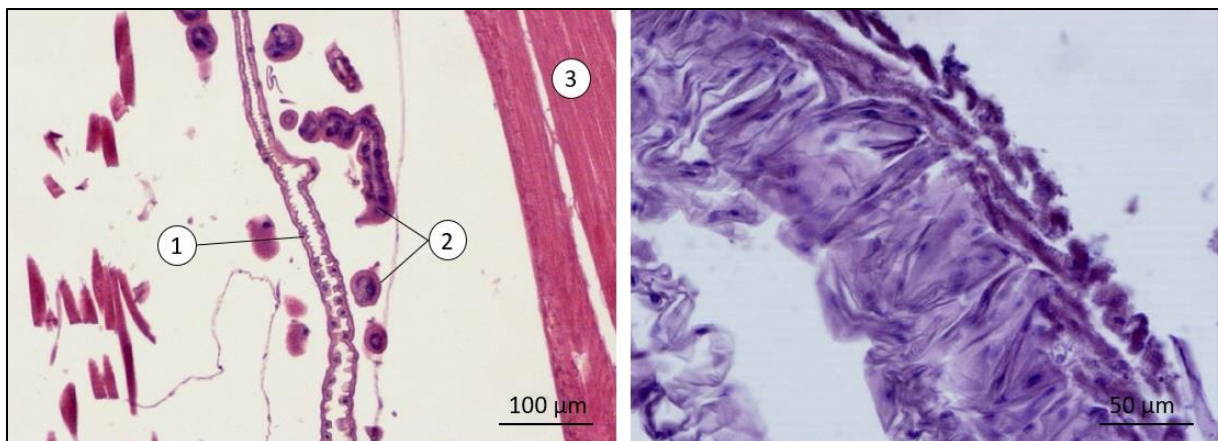
Obrázek 21. Topografie orgánů trávicí soustavy. 1: ústní otvor, 2: hltan, 3: jícen, 4: medvý váček, 5: česlo, 6: žaludek, 7: tenké střevo, 8: výkalový vak, 9: řitní otvor. Upraveno podle A. Tofilski (www.honeybee.drawwing.org).



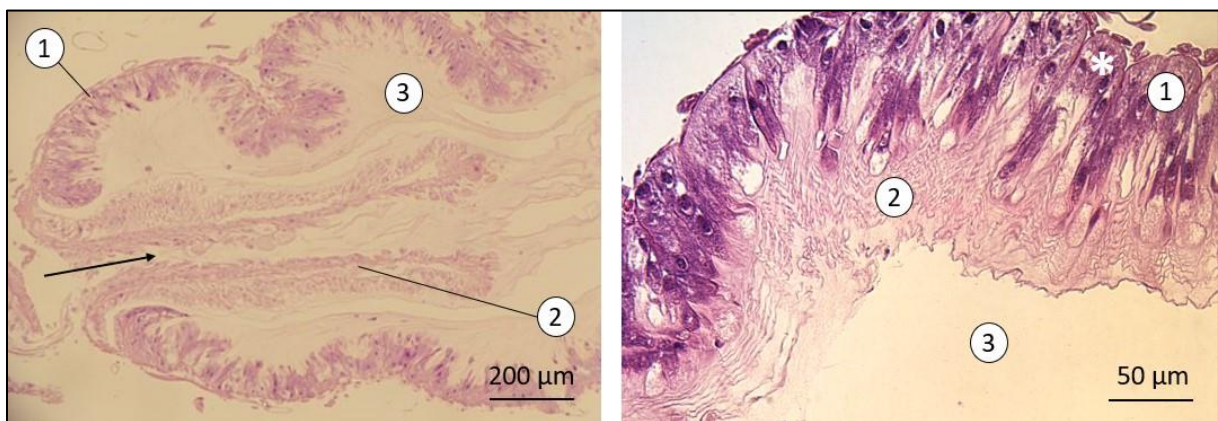
Obrázek 22. Trávicí a vylučovací soustava dělnice. 1: jícen, 2: medný váček, 3: česlo, 4: žaludek, 5: pylorus, 6: tenké střevo, 7: výkalový vak, 8: Malpighiho tubuly.



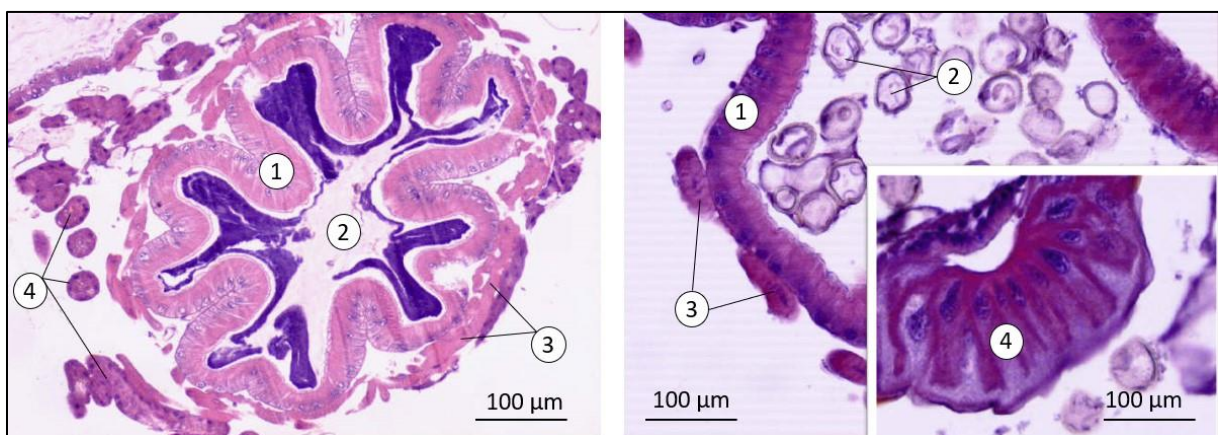
Obrázek 23. Vlevo: detail jícnu, medného váčku a česla. Vpravo: příčný řez česlem (1) a medným váčkem (2).



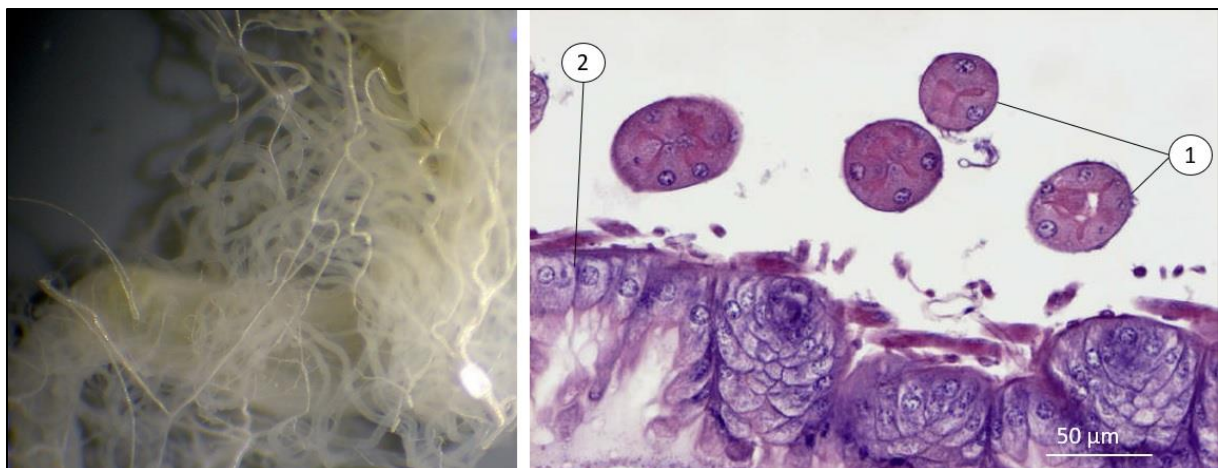
Obrázek 24. Vlevo: podélný řez jícnem. 1: jícen, 2: hrudní část pyskové žlázy, 3: hrudní svalovina. Vpravo: stěna medného váčku zřasená do záhybů.



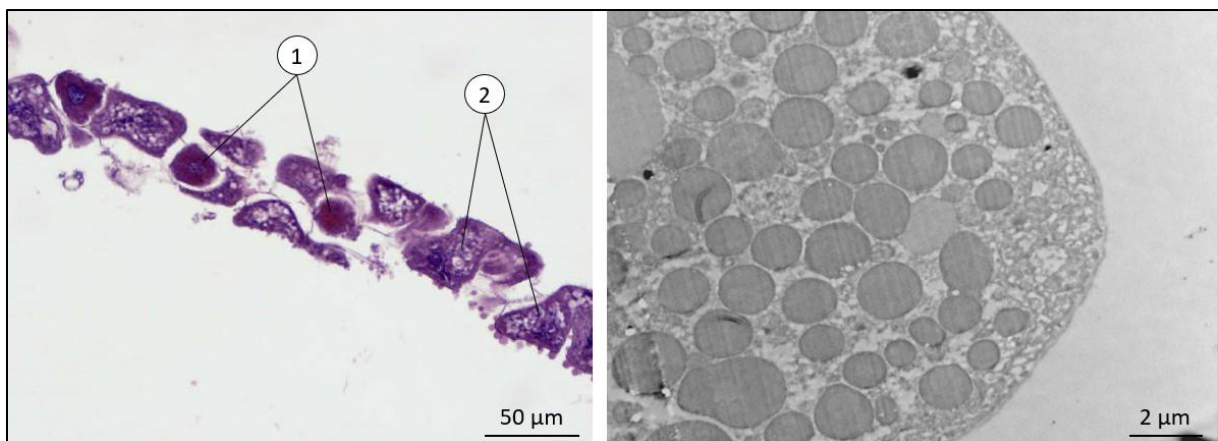
Obrázek 25. Vlevo: podélný řez žaludkem. 1: stěna žaludku, 2: česlová rourka, 3: peritrofická membrána. Šipka ukazuje směr pasáže potravy. Vpravo: příčný řez stěnou žaludku. 1: epitelální buňky, hvězdičkou je označena regenerační krypta. 2: peritrofická membrána, 3: lumen žaludku.



Obrázek 26. Vlevo: příčný řez tenkým střevem. 1: epitel, 2: lumen, 3: okružní svalovina, 4: Malpighiho tubuly. Vpravo: příčný řez výkalovým vakem. 1: epitel, 2: nestrávené obaly (exiny) pylových zrn v lumen výkalového vaku, 3: svalovina. Vpravo dole: rektální žláza (4).



Obrázek 27. Vlevo: detail Malpighiho tubulů ústících do pyloru. Vpravo: příčný řez Malpighiho tubuly (1) a žaludkem (2).



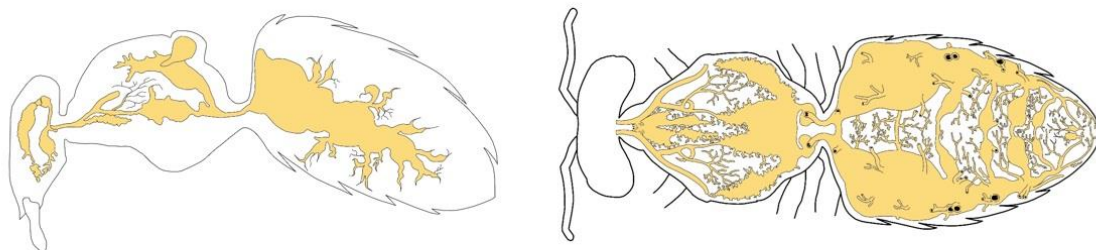
Obrázek 28. Vlevo: subkutikulární tukové těleso z dorsální strany zadečku dělnice. 1: oenocyty, 2: trofocyty. Vpravo: detail trofocytu s vakuolami pod transmisním elektronovým mikroskopem.

Tukové těleso je tkáň s velkou biosyntetickou a metabolickou aktivitou. Slouží jako zásobárna živin a má zásadní roli v ukládání a využívání energie. Podílí se na hormonálním řízení ukládání a mobilizace energetických zásob jako jsou triglyceridy a glykogen, které jsou zásadní pro reprodukční procesy a pro schopnost přezimování včelstva. Probíhá zde většina dějů intermediárního metabolismu, je zde syntetizována většina proteinů hemolymfy a řada molekul, které jsou součástí imunitního systému. Tukové těleso má rovněž schopnost akumulovat toxické látky a podílí se na detoxikaci dusíkatých metabolitů. Tukové těleso dělíme na dvě části, viscerální a subkutikulární. Viscerální část obklopuje vnitřní orgány, subkutikulární část je uložena těsně pod kutikulou zadečku. Buňky subkutikulární části jsou díky volnému uspořádání hojně omývány hemolymfou, čímž je zajištěna výměna metabolitů. V tukovém tělese včely se nacházejí dva typy buněk: trofocyty (adipocyty) a oenocyty. (Obr. 28).

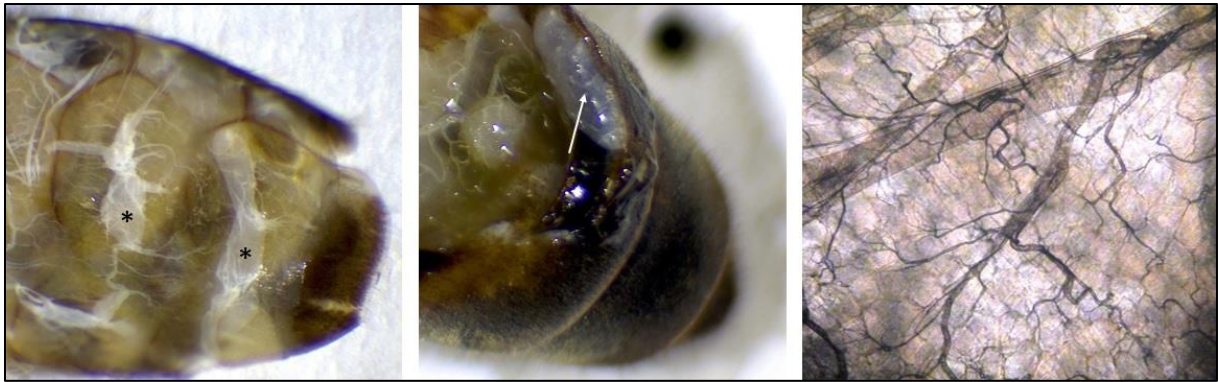
Dýchací soustava je vzdušnicová. Je tvořena průduchy (*spiraculi*, *stigmata*), vzdušnými vaky (*cellae*) a vzdušnicemi (*tracheae*, *tracheolae*). Průduchy jsou uzavíratelné otvory umístěné na

laterální straně těla, jimiž proudí vzduch do dýchací soustavy a ven z těla. Včely mají 10 párů průduchů, v dospělosti rozdělených na 3 páry hrudních a 7 párů zadečkových. Průduchy prvního hrudního páru jsou největší a jsou opatřeny hustými chloupky. Jsou umístěny ve spojovací blance předohradi a středohradi. Druhý pár hrudních průduchů je naopak nejmenší a vyúsťuje v horním rozštěpu švu středohradi a zadohradi. Třetí pár hrudních průduchů vyúsťuje na tergitu bedra, které je morfologicky součástí hrudi, avšak vývojově patří k zadečku (viz výše). Stavba tohoto páru průduchů je tudíž odlišná od prvních dvou párů hrudních průduchů a odpovídá průduchům umístěným na zadečku. Průduchy zadečku vyúsťují na zadečkových tergitech. Zadečkové průduchy vedou do malé předsínky (*atrium*) pokryté jemnými chloupky. Na předsíň navazují krátké vzdušnice, které vedou vzduch do zadečkových vzdušných vaků (Obr. 29, 30). Vzdušné vaky jsou párové a nacházejí se jak v hlavě, tak i v hrudi a v zadečku (Obr. 29). Ze vzdušných vaků vycházejí vzdušnice, které přivádějí vzduch ke tkáním (Obr. 30). Větší vzdušnice (*tracheae*) se složitě větví až na jemné terminální tracheoly. Ty opřádají vnitřní orgány a zajišťují jim přísun kyslíku a odvod oxidu uhličitého. Větší vzdušnice jsou vyztuženy chitinovou spirálou, tracheoly tuto výtuhu nemají.

Podle současných představ probíhá dýchání včely tak, že včela vdechuje vzduch do roztažitelných vzdušných vaků rozšířením zadečku a otevřením hrudních a zadečkových průduchů. Stažením zadečku po uzavření průduchů jsou stlačovány vzdušné vaky a vzduch je vháněn do sítě vzdušnic. Poté se otevřou hrudní průduchy, kterými proudí využitý vzduch ven z těla.

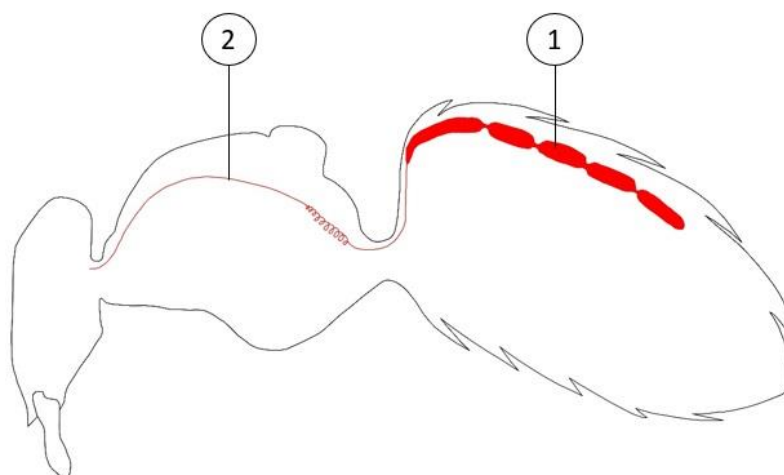


Obrázek 29. Soustava vzdušných vaků v těle dělnice (vyznačeny žlutě). Upraveno podle Snodgrass, 1910.

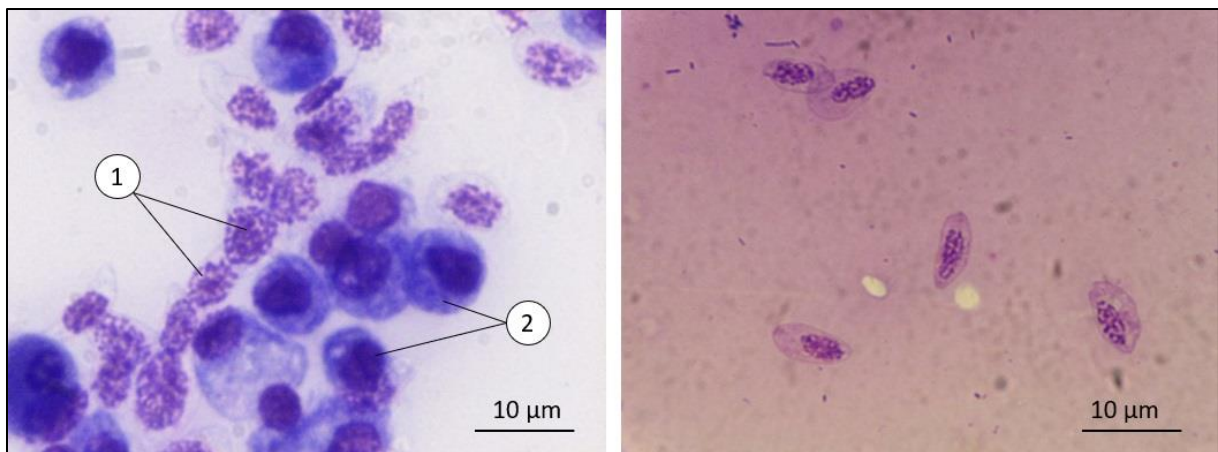


Obrázek 30. Vlevo: zkolabované vzdušné vaky pod kutikulou zadečku včely, po odstranění trávicí soustavy (označeny hvězdičkami). Uprostřed: detail neporušeného vzdušného vaku v zadečku včelí matky (označen šipkou). Vpravo: síť vzdušnic. Nativní kompresní preparát ze žaludku včely.

Cévní soustava včely (Obr. 31) je otevřený systém. V cévní soustavě proudí tělní tekutina hemolymfa. Ta obsahuje několik typů buněk, tzv. hemocytů (Obr. 32), které jsou součástí imunitního systému, podobně jako leukocyty u obratlovců. Neobsahuje buněčné elementy s krevním barvivem, tudíž neslouží k okysličování. Hemolymfa přináší tkáním živiny a současně odvádí metabolity. Cirkulaci hemolymfy zajišťuje tzv. propulzativní orgán. Jde o cévu, která začíná slepě v pátém zadečkovém článku. Vede kraniálním směrem pod tergity zadečkových článků. Probíhá přes hrud' až do hlavy, kde se hemolymfa vylévá do okolí nadjícnové nervové uzliny. Odtud hemolymfa proudí do hrudi a zpět do zadečku. Za vlastní „srdce“ je považována zadečková část cévy, která je rozdělena na pět komor. Ty jsou od sebe odděleny chlopněmi a jsou vybaveny postranními štěrbinovitými otvory, rovněž s chlopněmi, kterými je hemolymfa nasávána. Pulzem „srdce“ je pak hemolymfa vytlačována do aorty, která probíhá přes hrud' až do hlavy.

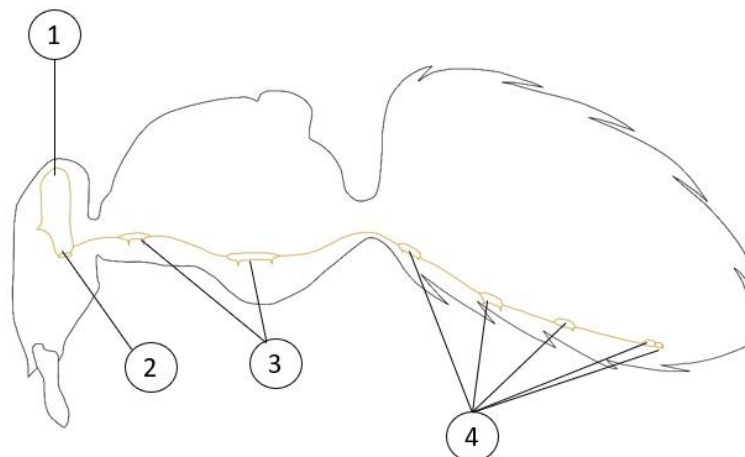


Obrázek 31. Topografie oběhového systému. 1: srdce, 2: aorta. Upraveno podle A. Tofilski (www.honeybee.drawing.org).

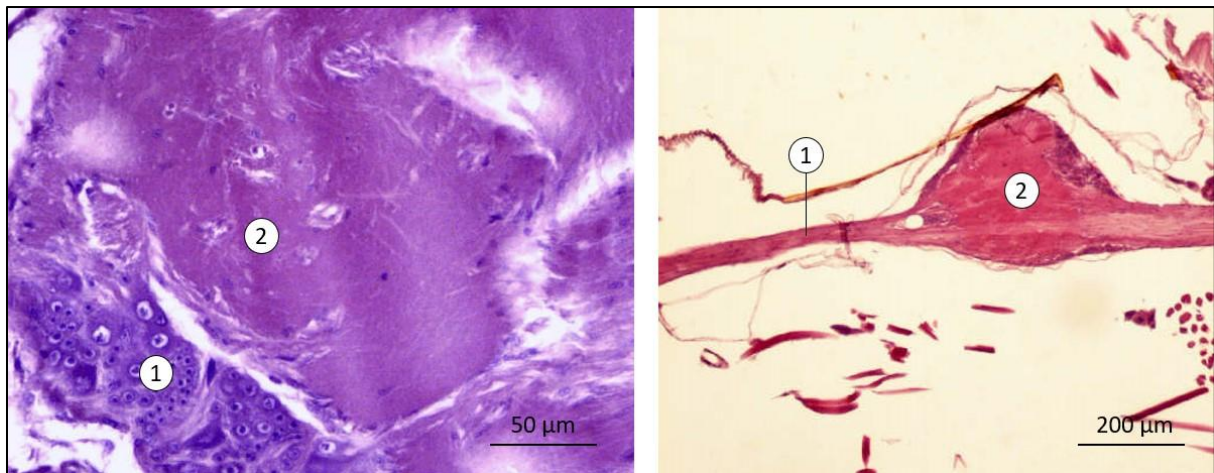


Obrázek 32. Hemocyty včely. Vlevo: plazmatocyty (1) a granulocyty (2). Vpravo: plazmatocyty.

Nervová soustava včel (Obr. 33) je žebříčkovitého typu. Je rozdělena na centrální část, periferní část a viscerální část. Centrální nervový systém tvoří několik ganglií propojených nervovou páskou. Největší a nejsložitější je nadjícnové ganglion představující vlastní mozek (Obr. 34). V hlavě se dále nachází podjícnové ganglion, které inervuje kusadla a sosák. V hrudi jsou uložena dvě ganglia inervující křídla a nohy, v zadečku je pět ganglií, která inervují orgány zadečku. Poslední zadečkové ganglion inervuje žihadlový aparát. S nervovou soustavou souvisejí velmi úzce i smyslové orgány včel. Smyslové buňky přijímají vzruchy a vedou je až k centrální nervové soustavě. Základem smyslových orgánů je tzv. *sensillum* (Obr. 5), které je tvořeno jednou nebo více smyslovými buňkami.



Obrázek 33. Topografie nervového systému. 1: mozek (nadjícnové ganglion), 2: podjícnové ganglion, 3: dvě hrudní ganglia, 4: pět zadečkových ganglií. Upraveno podle A. Tofilski (www.honeybee.drawing.org).

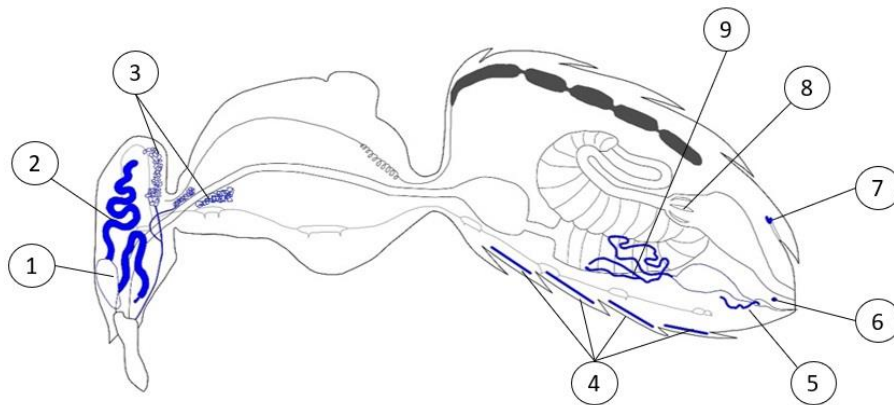


Obrázek 34. Vlevo: řez mozkem včely. 1: těla neuronů, 2: nervová vlákna. Vpravo: podélný řez hrudí včely. 1: nervová páska, 2: první hrudní ganglion.

Žlázová soustava (Obr. 35) je důležitá pro chod celého včelstva. V rámci včelstva není žlázová soustava vyvinuta jednotně, mezi jednotlivými kastami i věkovými kategoriemi včel existují značné rozdíly. **Hltanová žláza** (*glandula pharyngealis*) (Obr. 38) je párová žláza vyvinutá jen u dělnic. Je umístěna v hlavě mezi mozkem a čelním kutikulárním štítkem. Dokonale rozvinutá je především u mladých včel krmících larvy. Vyúsťuje v hltanu a její sekret je hlavní součástí mateří kašičky využívané ke krmení plodu a matky. **Kusadlová žláza** (*glandula mandibularis*) je rovněž párová. Nejvíce je vyvinutá u matky; u trubců je tato žláza rudimentární. Nachází se na hlavě v blízkosti lící a vyúsťuje na bázi kusadel. Její sekret se u matek nazývá „mateří feromon“. Jedná se směs látek, která je silným sexuální atraktantem a pomáhá trubcům vyhledat matku během snubních proletů. Mateří feromon také informuje včely o přítomnosti matky ve včelstvu a brzdí rozvoj vaječníků dělnic. Dělnice přidávají sekret svojí kusadlové žlázy do krmné kašičky pro larvy a využívají jej také při stavbě plástů k rozpouštění vosku a k rozpouštění propolisu při jeho zpracování. **Pysková žláza** (*glandula labialis*) (Obr. 38) je vyvinuta u všech tří kast včel. Má hlavovou a hrudní část, obě části jsou párové. Vývody obou částí se v hlavě spojují do společného vývodu, který vyúsťuje na spodním pysku těsně pod kořenem jazýčku. Její sekret slouží k navlhčování jazýčku a tuhé potravě. **Konečnickové žlázy** (*glandulae rectales*) (Obr. 26), které se nacházejí po obvodu výkalového vaku, vylučují sekret, který brzdí kvašení zbytků potravě ve výkalovém vaku. **Voskotvorné žlázy** jsou vyvinuty jen u dělnic. Nacházejí se na proximálních koncích sternitů 3. až 6. zadečkového článku a vytvářejí okrsky oválného tvaru nazývané vosková zrcátka. Vosková zrcátka jsou zcela zakryta kaudální částí předcházejících sternitů, při zevním pohledu tedy nejsou patrná. Vosk je vylučován na povrch sternitů jako tekutina. Na vzduchu tuhne v tenké průsvitné šupinky, které tvarem kopírují tvar voskových zrcátek a zůstávají částečně zasunuty mezi zadečkovými sternity. Sekret voskotvorných žláz využívají včely především ke stavbě díla. Pouze u dělnic je vyvinuta **Nasonovova (vonná) žláza** (*glandula nassonovi*). Nachází se v přední části posledního tergitu zadečku ve formě bělavého proužku (Obr. 37). Vůně každého včelstva je specifická a napomáhá tak včelám v orientaci a při zjišťování příslušnosti ke včelstvu. **Jedová žláza** se nachází v zadečku a je vyvinuta u matky a dělnic, tedy u kast s vyvinutým žihadlem. Má tvar trubičky, u dělnic dlouhé až 25 mm, která se rozvětjuje ve dvě ramena stočená do klubička. Před

vyústěním do žihadla se trubička rozšiřuje v jedový váček (Obr. 37). Sekret žlázy slouží dělnicím k obraně včelstva a matce k přilepování vajíček na dno buněk při kladení. **Dufourova žláza** se podobně jako žláza jedová připojuje k žihadlovému aparátu. Vyúsťuje v blízkosti pochvy a její sekret usnadňuje kladení vajíček. **Koschevnikova žláza** leží v blízkosti žihadlového aparátu. Produkuje poplašný feromon, který se uvolňuje především při použití žihadla a pro ostatní včely ve včelstvu signalizuje nebezpečí.

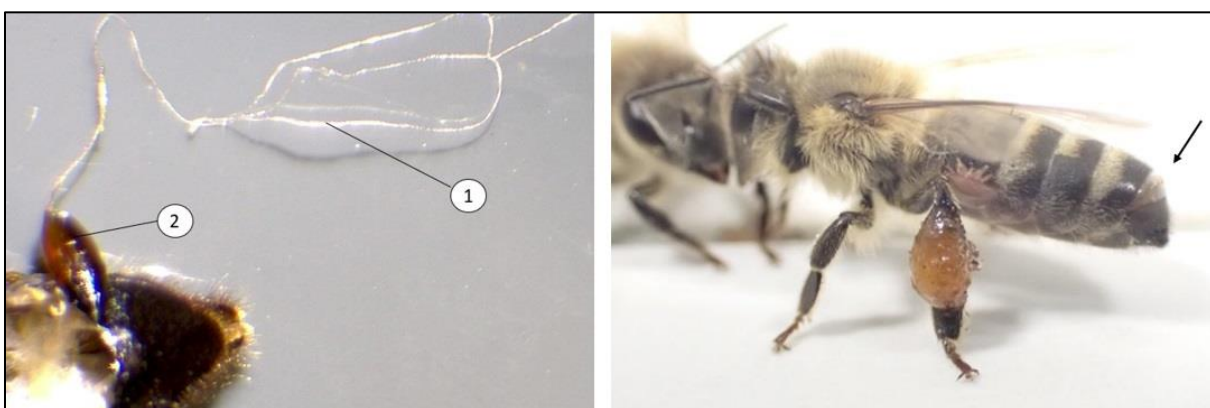
Žihadlový aparát je vyvinut jen u matek a u dělnic. Je umístěn v kaudální části zadečku. Jeho základem je žihadlový žlábek, v němž se pohybují dvě žihadlové štětinky. Žlábek a štětinky společně vytvářejí uzavřenou rourku, tzv. bodlo, kterým je při bodnutí vstřikován do ranky jed. Žlábek se štětinkami je chráněn žihadlovou pochvou. Žihadlový žlábek se kraniálním směrem rozšiřuje v bulbus, do kterého vyúsťuje jedový váček, a je zakončen dvěma oblouky, ke kterým je připojena soustava žihadlových destiček. K destičkám se upínají svaly žihadlového aparátu, které ovládají pohyb žihadla. Žihadlové štětinky dělnic mají na hrotech 7-12 vratizoubků, které po bodnutí uvíznou v kůži a včela si ve snaze vytáhnout žihadlo vytrhne žihadlový aparát i s posledním zadečkovým gangliem, které jej inervuje. Ganglion funguje autonomně, takže žihadlo se i po vytržení žihadlového aparátu z těla včely aktivně zabodává hlouběji do kůže a jed je vstřikován do rány. Žihadlo matky je mírně zahnuté a je opatřeno jen třemi málo výraznými vratizoubky. Slouží především jako kladélko (Obr. 36).



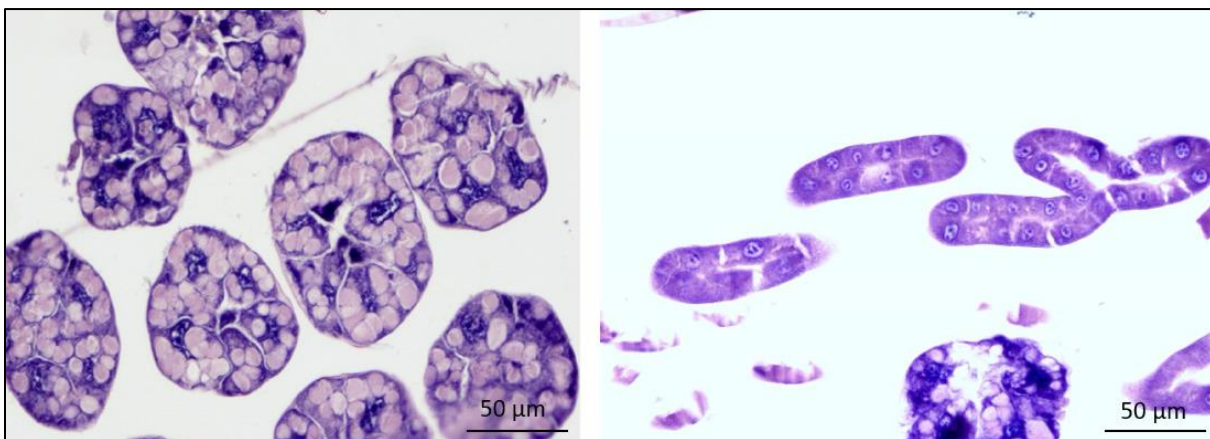
Obrázek 35. Topografie žláz u včelí dělnice. 1: kusadlová žláza, 2: hltnová žláza, 3: pysková žláza (hlavová a hrudní část), 4: voskotvorné žlázy, 5: Dufourova žláza, 6: Koschevnikova žláza, 7: Nasonovova žláza, 8: rektální žlázy, 9: jedová žláza. Upraveno podle A. Tofilski (www.honeybee.drawing.org).



Obrázek 36. Vlevo: žihadlo dělnice se zpětnými háčky. Vpravo: žihadlo matky.

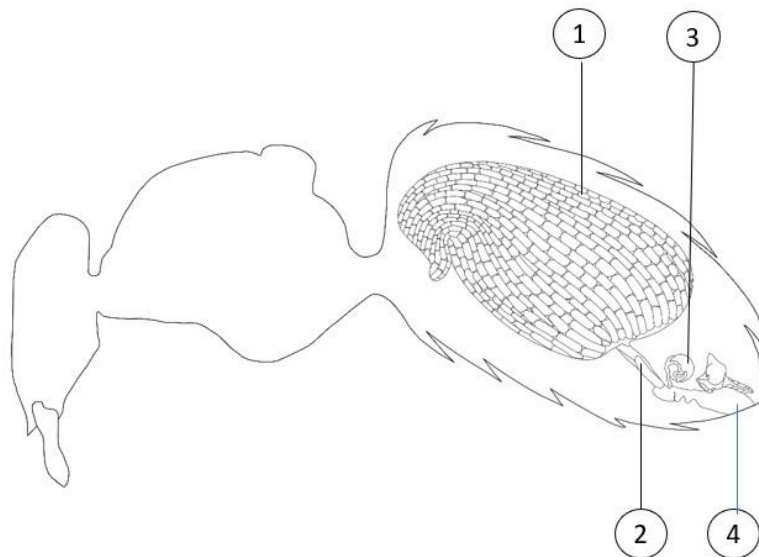


Obrázek 37. Vlevo: jedová žláza (1) a jedový váček (2) včelí matky po vytažení ze zadečku. Poznámka: sekret jedové žlázy dělnic a mladých matek (včelí jed) je čirý a bezbarvý nebo nažloutlý. Vpravo: včelí dělnice s obnaženou Nasonovovou žlázou (označena šipkou).

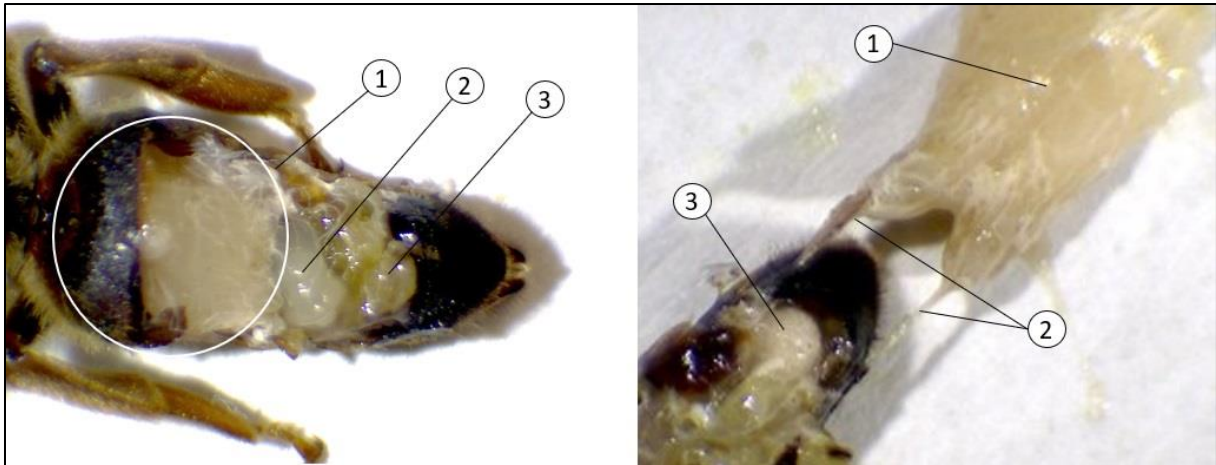


Obrázek 38. Vlevo: aciny hltanové žlázy. Vpravo: alveoly hlavové pyskové žlázy.

Pohlavní soustava. Samičí pohlavní orgány (Obr. 39) jsou dokonale vyvinuty jen u matky, zatímco u dělnic jsou v důsledku působení feromonů matky zakrnělé (Obr. 41). Pohlavní orgány matky se skládají z vaječnicků, vejcovodů, pochvy, pohlavního vývodu, semenného váčku a kladélka (žihadla). Vaječníky (*ovaria*) jsou párové žlázy hruškovitého tvaru dlouhé asi 5 mm (Obr. 39, 40, 41) a skládají se z vaječných rourek (*ovariolae*), kterých je v každém vaječnicku 130 až 200. Vaječníky jsou uloženy v zadečku a zabírají jeho značnou část (Obr. 40). Vaječné rourky každého vaječnicku ústí do vejcovodu (*oviductus*) (Obr. 40). Vejcovody se spojují do jednoho vývodu – pochvy (*vagina*). Ta vytváří po bocích předsíňky, do kterých se při páření zaklesne kopulační orgán trubce. V dorsální části do pochvy vyúsťuje semenný váček neboli spermatéka (*receptaculum seminis*) (Obr. 40), která dosahuje obvykle průměru 1,5 až 1,8 mm a ve které je po spáření uloženo sperma, jež slouží k oplození vajíček. Vlastní pohlavní vývod (*gonopor*) se nachází mezi žihadlem (kladélkem) (Obr. 36) a posledním sternitem zadečku. Vajíčko (*ovum*) má tvar tyčinky se zaoblenými konci (Obr. 1), na hlavovém konci je širší. Délka vajíčka se pohybuje okolo 1,6 mm, šířka mezi 0,3 a 0,4 mm. Hmotnost vajíčka je 0,10 až 0,15 mg. Vaječníky dělnic jsou zakrnělé (Obr. 41), dlouhé jen asi 3 mm a leží pod 2., 3. a 4. tergitem po stranách zadečku.



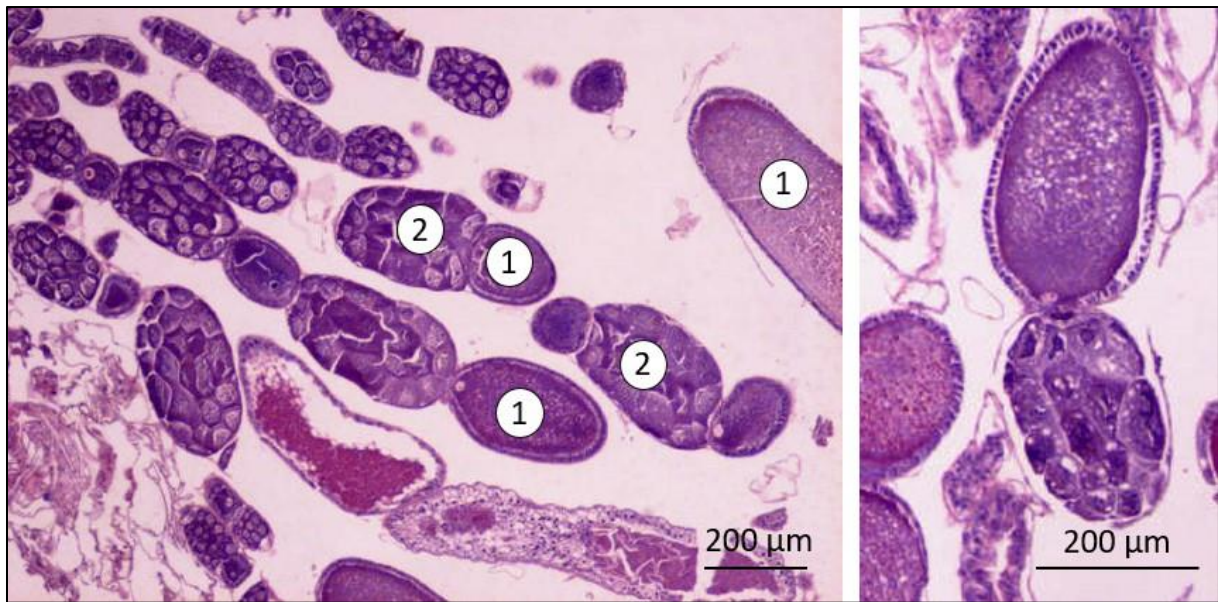
Obrázek 39. Pohlavní soustava matky. 1: vaječnick, 2: vejcovod, 3: spermatéka, 4: pochva. Upraveno podle A. Tofilski (www.honeybee.drawing.org).



Obrázek 40. Vlevo: 1: rozvinuté vaječníky matky vyplňují značnou část dutiny zadečku. Trávicí trakt je jimi odsunut ventrálním a kaudálním směrem. 2: žaludek, 3: výkalový vak. Vpravo: 1: vaječníky matky po vytažení ze zadečku, 2: vejcovody, 3: spermatéka.

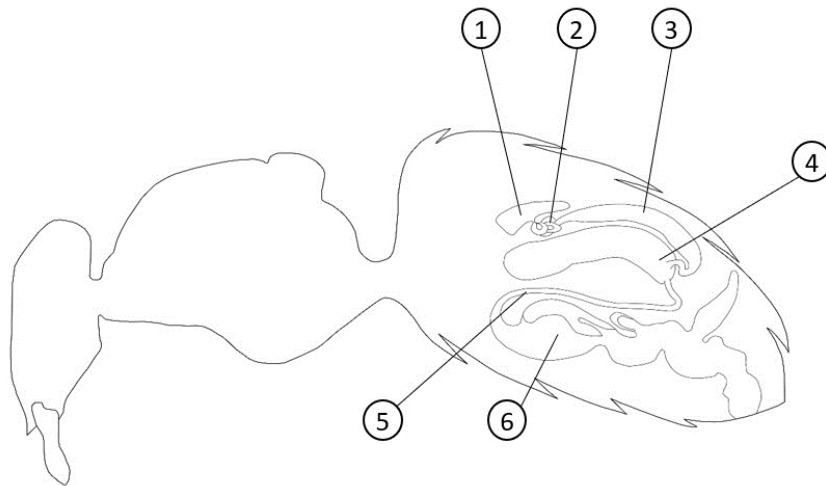


Obrázek 41. Vlevo: zakrnělé vaječníky dělnice, uprostřed: vaječníky matky postižené atrofií a melanózou, vpravo: rozvinuté vaječníky matky.

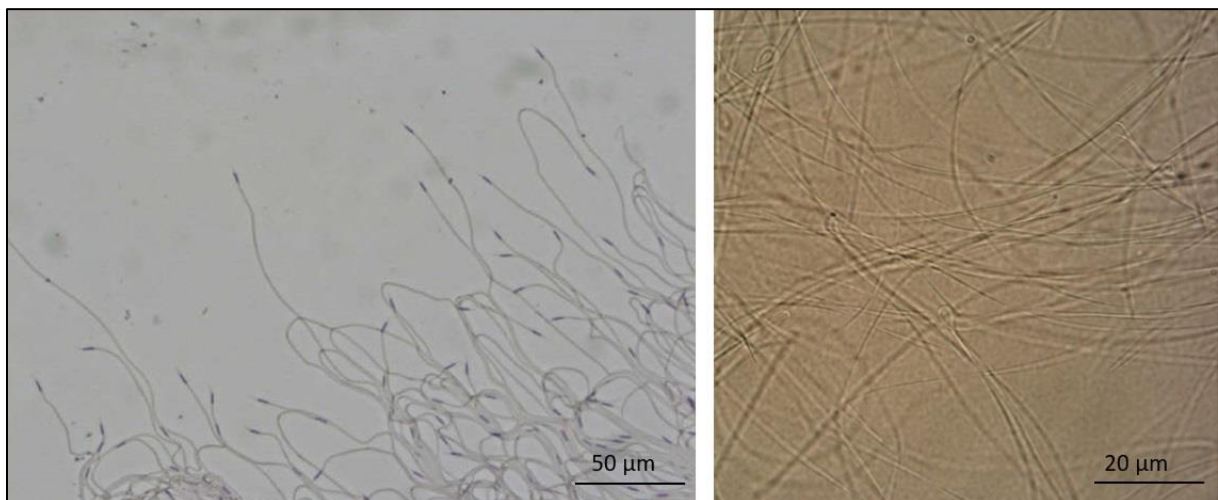


Obrázek 42. Podélný řez vaječníkem matky. Vlevo: oocyty (1), shluky trofocytů (2). Vpravo: detail trofocytů a oocytu obklopeného jednovrstevným kubickým epitelem.

Samčí pohlavní orgány (Obr. 43) se nacházejí v zadečce trubců. Tvoří je pohlavní a hlenové žlázy, chámovod, chámojem, chámomet a kopulační orgán. Varlata (*testes*) se nacházejí v zadečce pod 3. až 6. tergitem. Jsou ledvinovitá a dlouhá až 5 mm. Skládají se z asi 200 semenných rourek (*folliculi*). Ty ústí do nálevkovitě rozšířeného chámovodu (*vas deferens*). Chámovody vytvářejí několik závitů a vakovitou rozšířeninu – chámojem (*vesica seminalis*). Chámojem se před zakončením zužují a připojují se na hlenové žlázy (*glandulae mucosae*). Vývody hlenových žláz se spojují a pokračují společným chámometem neboli vystřikovacím kanálkem (*ductus ejaculatorius*), na který navazuje vlastní složitý kopulační orgán (*penis, endophallus*). Jeho jednotlivé části se po vydráždění vyhrnují z pohlavního otvoru, který se nachází pod otvorem análním. Po vychlípění penisu naplněného hemolymfou trubec hyne. Spermie se skládá z hlavičky, krčku a bičíku a dosahuje délky i více než 0,25 mm (Obr. 44). Tvorba spermií probíhá během larválního a pupálního vývoje. Z varlat odcházejí spermie do chámojemu, kde jsou uloženy až do ejakulace.



Obrázek 43. Pohlavní aparát trubce. 1: varle, 2: chámovod, 3: chámojem, 4: hlenová žláza, 5: chámomet, 6: bulbus penisu. Upraveno podle A. Tofilski (www.honeybee.drawing.org).



Obrázek 44. Spermie trubce. Vlevo: spermie po obarvení (Hemacolor), vpravo: nativní preparát.

Literatura

- Amador GJ, Durand F, Mao W et al: Insects have hairy eyes that reduce particle deposition. *The European Physical Journal Special Topics* 2015; 224: 3361-3377
- Amador GJ, Matherne M, Waller D, Mathews M, Gorb SN; Hu DL: Honey bee hairs and pollenkitt are essential for pollen capture and removal. *Bioinspiration & Biomimetics* 2017; 12(2), 026015
- Carreck N, Andree M, Brent CS et al.: Standard methods for *Apis mellifera* anatomy and dissection. *Journal of Apicultural Research* 2013; 52(4): The COLOSS BEEBOOK Part 2
- Ceylan A, Sevin S, Ozgenic O: Histomorphological and histochemical structure of the midgut and hindgut of the Caucasian honey bee (*Apis mellifera caucasica*). *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences* 2019; 43(6): 747-753
- Collet C, Belzunces L: Excitable properties of adult skeletal muscle fibres from the honeybee *Apis mellifera*. *Journal of Experimental Biology* 2007; 210(3), 454–464
- Čukanová E, Papežíková I, Mikulíková I a kol.: Choroby včel. Veterinární univerzita Brno 2021. ISBN 978-80-7350-879-1
- De Paula JC, Doello K, Mesas K et al: Exploring Honeybee Abdominal Anatomy through Micro-CT and Novel Multi-Staining Approaches. *Insects* 2022; Jun 18; 13(6): 556.
- Gonçalves WG, Fernandes KM, Santana WC et al.: Post-embryonic development of the Malpighian tubules in *Apis mellifera* (Hymenoptera) workers: morphology, remodeling, apoptosis, and cell proliferation. *Protoplasma* 2018; 255, 585–599
- Kozii IV, Wood SC, Kozii RV et al.: Histomorphological description of the reproductive system in mated honey bee queens. *Journal of Apicultural Research* 2022; 61(1): 114-126
- Nocelli RCF, Cintra-Socolowski P, Roat TC, Silva-Zacarin ECM, Malaspina O: Comparative physiology of Malpighian tubules: form and function. *Open Access Insect Physiology* 2016; 6: 13-23
- Paes-de-Oliveira VT, Poiani SB, William F. Antonialli WF et al.: Morphometric changes on honeybee *Apis mellifera* L. workers fat body cells after juvenile hormone topic application at emergence. *Micron* 2008; 39: 426-430
- Přidal A: Včelí produkty. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita 2005. ISBN 80-7157-717-0
- Richardson RT, Ballinger MN, Qian, F et al.: Morphological and functional characterization of honey bee, *Apis mellifera*, hemocyte cell communities. *Apidologie* 2018; 49, 397–410
- Rodrigues PJ, Gomes W, Pinto MA: DeepWings©: Automatic Wing Geometric Morphometrics Classification of Honey Bee (*Apis mellifera*) Subspecies Using Deep Learning for Detecting Landmarks. *Big Data Cognitive Computing* 2022; 6, 70

Santos CG and Serrã JE: Histology of the ileum in bees (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of Morphological Sciences* 2006; 23(3-4), 405-413

Shing H, Erickson EH: Some ultrastructure of the honeybee (*Apis mellifera* L.) sting. *Apidologie* 1982; 13(3): 203-213

Silvana B. Poiani^{1, 2} & Carminda da Cruz-Landim¹ Cephalic salivary glands of two species of advanced eusocial bees (Hymenoptera: Apidae): morphology and secretion. *Zoologia* 2010; 27(6): 979-985

Skowronek P, Wójcik Ł, Strachecka A: Fat Body – Multifunctional Insect Tissue. *Insects* 2021 Jun 11; 12(6): 547

Snodgrass RE: *The Anatomy of the Honey Bee* (1910). Kessinger Publishing 2009. ISBN: 978-1120724182

Strachecka A., Olszewski K., Kuszewska K et al.: Segmentation of the subcuticular fat body in *Apis mellifera* females with different reproductive potentials. *Scientific Reports* 2021; 11, 13887

Tofilski A: <https://honeybee.drawing.org>.

Veselý V a kol.: *Včelařství*. Brázda 2022, ISBN: 978-80-209-0399-0

Vidal-Naquet N: *Honeybee Veterinary Medicine*. 5m Publishing Benchmark House, Sheffield, UK, 2020. ISBN: 978-1-91945-504-3

Willi Ribi W, Warrant E, Zeil J: The organization of honeybee ocelli: Regional specializations and rhabdom arrangements. *Arthropod Structure & Development* 2011; 201140(6), 509–520