

# **Uzgoj pčela:**

# **sistematika i anatomsija**



**Zadar, 2017.**

**Nakladnik**

Sveučilište u Zadru

**Za nakladnika**

prof. dr. sc. Dijana Vican, rektorica

**Autori**

Doc. dr. sc. Janja Filipi

Dr. sc. Marica Maja Dražić

**Recenzenti**

Prof. dr. sc. Zlatko Puškadija

Prof. dr. sc. Janko Božič

**Lektura**

Nikša Rupić, prof.

**Fotografija na naslovnici**

Janja Filipi

**ISBN**

978-953-331-177-7

**© Autori zadržavaju sva prava. Zabranjeno je kopiranje, distribucija, ponovno objavlјivanje, izmjena ili korištenje teksta u cijelini, dijelova teksta ili ilustracija u bilo kojem obliku bez prethodne izričite, pismene dozvole autora.**



**Zadar, 2017.**

## KAZALO

<b>1</b>	<b>Uvod.....</b>	<b>5</b>
<b>2</b>	<b>Porijeklo, evolucija i povijest pčela .....</b>	<b>6</b>
2.1	Vrste pčela .....	10
2.1.1	Socijalne pčele Azije (Azijske vrste roda Apis) .....	10
2.1.2	Pčele starog svijeta (pčele Europe, Afrike i zapadne Azije).....	16
	Pasmine pčela .....	18
2.1.2.1.1	Glavne afričke pasmine pčela (grupa A).....	20
2.1.2.1.2	Orijentalne pčele (grupa O).....	21
2.1.2.1.3	Pčele Zapadne Europe (grupa M) .....	22
2.1.2.1.4	Pčele sjevernog Mediterana, srednje i južne Europe (grupa C) .....	23
2.1.2.1.5	Križanci i druge skupine pčela.....	26
2.1.3	Zaštita i očuvanje izvornih pasmina pčela.....	27
<b>3</b>	<b>Anatomija i fiziologija pčela.....</b>	<b>28</b>
3.1	Kožni (integumentni) sustav .....	28
3.1.1	Glava .....	30
3.1.2	Prsište .....	31
3.1.3	Zadak.....	31
3.1.4	Noge .....	32
3.1.5	Krila .....	34
3.2	Probavni sustav .....	34
3.2.1	Usni ustroj .....	34
3.2.2	Žljezde vezane za prednje crijevo .....	37
3.2.3	Probavna cijev .....	38
3.3	Srce i krvotok .....	41
3.3.1	Krv (hemolimfa).....	43
3.4	Dišni sustav.....	43
3.5	Živčani sustav .....	45
3.5.1	Vid.....	45
3.5.2	Njuh.....	47
3.5.3	Okus .....	48
3.5.4	Opip.....	48
3.5.5	Sluh .....	48
3.6	Ostale žljezde.....	49
3.6.1	Voštana žljezda .....	49
3.6.2	Mirisna ili Nasanovljeva žljezda .....	50
3.7	Žalčani aparat.....	51
3.8	Spolni organi matice .....	52
3.9	Spolni organi truta.....	54
3.10	Leglo .....	55

3.10.1	Razvoj u jajetu.....	55
3.10.2	Ličinka.....	56
3.10.3	Ispružena ličinka – nimfa .....	57
3.10.4	Kukuljica .....	57
<b>4</b>	<b>Umjesto zaključka .....</b>	<b>58</b>
<b>5</b>	<b>Prilozi.....</b>	<b>59</b>

## **1 Uvod**

---

Medonosna pčela uvriježeni je naziv za nekoliko vrsta socijalnih pčela koje proizvode med, i smatraju se gospodarski najvažnijim kukcima. Najčešće se ovo mišljenje zasniva na činjenici da medonosne pčele proizvode med, vosak, propolis, pelud te druge pčelinje proizvode, no je najveća vrijednost i korisnost pčela u oprasivanju bilja. Pčele su najučestaliji oprasivači čitavog niza kultiviranih i samoniklih biljaka.

Pčela je socijalno biće koje može preživjeti isključivo kao dio skupine koju zovemo pčelinja zajednica. Pčelinju zajednicu čine tri strukturalno različite forme – matica (reproaktivna ženka), trutovi (mužjaci) i radilice (spolno nerazvijene ženke). Dvije kaste ženki i jedna mužjaka udruženi su kroz različite funkcije unutar zajednice i svaka od njih ima vlastite posebnosti koje uklapa u potrebe i cjelovitost zajednice.

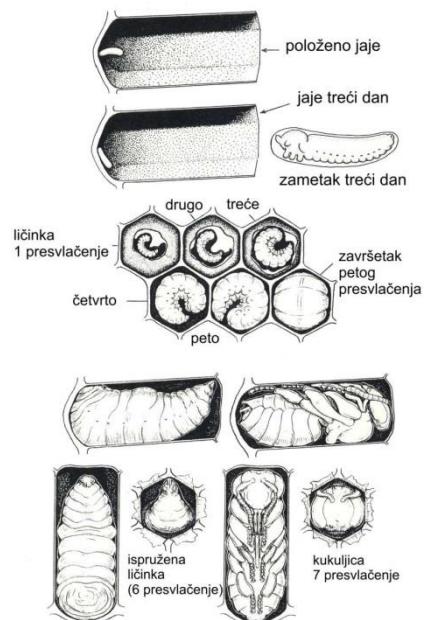
## 2 Porijeklo, evolucija i povijest pčela

Evolucija proučava postanak i razvoj živih bića. Spontanim povezivanjem jednostavno građenih molekula nastale su sve složenije organske molekule, što je potvrđeno i laboratorijskim ispitivanjima. Stvaranje složenijih molekula bilo je preduvjet za oblikovanje prvih stanica (prastanica). Smatra se da je život započeo kad su prastanice poprimile tri osnovna obilježja života: metabolizam, rast i reprodukciju. Vjeruje se da su prve stanice bile bez oblikovane jezgre (prokarioti), da su živjele bez kisika (anaerobno) i da su se hranile gotovom organskom hranom (heterotrofi) (Campbell i sur., 2008).

Nakon formiranja jednostaničnih organizama pojavljuju se kolonije stanica. U sljedećem evolucijskom stadiju pojedini dijelovi kolonije specijaliziraju se npr. za reprodukciju ili skupljanje hrane, što dovodi do prijelaza iz jednostaničnih u višestanične jedinke. Nastaju segmentirane životinje. Kolutičavost je pojava niza sličnih dijelova, gdje svaki segment sadrži približno istu grupu organa. Kretanje ovakvih bića moguće je jedino po dužini, jer bi bilo kakav drugi oblik kretanja bio vrlo nespretan. Kretanje u jednom smjeru dovodi do toga da je jedan dio u češćem kontaktu s hranom ili u kontaktu s neprijateljima. Pojedini dijelovi tijela postaju bolje razvijeni i osjetljiviji. Pojavljuju se važni osjetilni organi kao što su oči, antene i usta. Pojavljuje se i potreba za koordinacijom pojedinih dijelova tijela. Razvija se živčani sustav u obliku dugih specijalnih niti koje provode električne impulse uzduž tijela kako bi čvorovi u svakom segmentu mogli kontrolirati mišićnu aktivnost pojedinog kolutiča. Na prednjem dijelu tijela, gdje su jače razvijeni senzorni organi, razvijaju se i rastu čvorovi (gangliji) koji obradjuju informacije i šalju odgovarajuće informacije uzduž tijela ganglijima smještenim u svakom segmentu. Veliki ganglij osnova je mozga u početnom obliku (Grimaldi i Engel, 2005).

Razvoj pčele započinje u jajetu i kroz preobrazbe se razvija do odrasle jedinke. Još su znanstvenici Müller i Haeckel u 19. stoljeću tvrdili da je razvoj zametka (Slika 1) kratko ponavljanje evolucije vrste (Treer i Tucak, 1991). Praćenjem embrionalnog razvoja može se vidjeti da su pčele imale crvolike pretke, kao i više životinje, te kako su se razvijali pojedini organi od jednostavnih pradjedovskih oblika, sa svim promjenama i specijalizacijama.

Za bolje razumijevanje razvoja pčela može nam pomoći i proučavanje razvojnih stadija drugih kukaca, kako bliskih srodnika tako i vrlo udaljenih. Jedino je na ovaj način moguće objasniti da je žalac ustvari preformirana leglica, i da se razvija iz iste embrionalne podloge.



Slika 1. Faze razvoja pčele od jajeta do kukuljice (Dade, 1994)

## Evolucija glavnih potporodica Apidae

Prvi su se kukci pojavili u kasnom paleozoiku prije otprilike 290-350 milijuna godina. U razdoblju kasnog mezozoika (kreda) započela su dva procesa značajna za današnji svijet; pojavili su se prvi pravi sisavci i počeli su zamjenjivati dinosaure, koji su do tog razdoblja dominirali, te su se pojavile prve prave biljke cvjetnice, što je bio preduvjet za razvoj pčela.

Medonosna pčela ima zajedničke pretke s osama. Ose su većinom, za razliku od pčela, mesožderi. U nedostatku živog plijena neke vrste osa (preteče današnjih *Sphecidae*) prešle su na biljnu hranu koja je bila dostupnija. S povećanjem raznolikosti biljaka cvjetnica, povećavala se i dostupnost hrane. Kako su pelud i nektar dobivali na važnosti u ishrani odraslih osa, vjerojatno su neke vrste počele koristiti ovu novu hranu kao dopunska za prehranu ličinki u nedostatku plijena. Posljedično su se neke vrste osa brže prilagodile prikupljanju nektara i peluda i zbog toga što je prikupljanje ovakve hrane manje zahtjevno nego lov i hvatanje živog plijena (O'Toole i Raw, 1999).

U pčela je, kroz dugo razdoblje pod utjecajem prirodnog odabira, evoluirao usni te strukture za prikupljanje i transportiranje peluda, što je omogućilo daleko kvalitetnije iskorištavanje novih izvora hrane.

Potpuna preobrazba osa u pčele nastala je u onom trenutku kad su određene vrste počele u potpunosti koristiti pelud i nektar kao hranu za sebe i za svoje ličinke. Ove su se promjene dogodile prije otprilike 80 milijuna godina. One vrste koje su počele hraniti i leglo isključivo hranom biljnog porijekla preci su nove porodice u razredu opnokrilaca, porodice pčela.

U istom razdoblju u kojem su neke ose postale pčele i njihov razvoj postao ovisan o biljkama cvjetnicama, i same biljke su postupno postajale sve više ovisne o pčelama. Neke su biljke imale cvjetove koji su bili samo malo privlačniji za pčele nego druge i time su imale veću šansu privući pčele, osigurati opravšivanje a time i vlastitu reprodukciju. Kroz evoluciju se dogodila bliska adaptacija između pčela i biljaka cvjetnica (Cardinal i Danforth, 2013).

U ranom miocenu (prije 23-24 milijuna godina) pojavile su se u centralnoj Europi prve prave *Apine*. U kasnom miocenu (prije oko 12 milijuna godina) kad se pojavila *Apis armbrusteri*, klima je bila hladnija, ali još uvjek humidna i topla (umjerena do suptropska). U tim uvjetima mogle su postojati pčelinje vrste koje svoje gnezdo smještaju na otvorenom.

U pliocenu, s hladnom klimom, u Europi nisu mogle opstati pčele koje žive na otvorenom. Zbog svojih ekoloških zahtijeva vjerojatno su nestale s ovog kontinenta, ali su imale mogućnost preživjeti u južnoj Aziji.

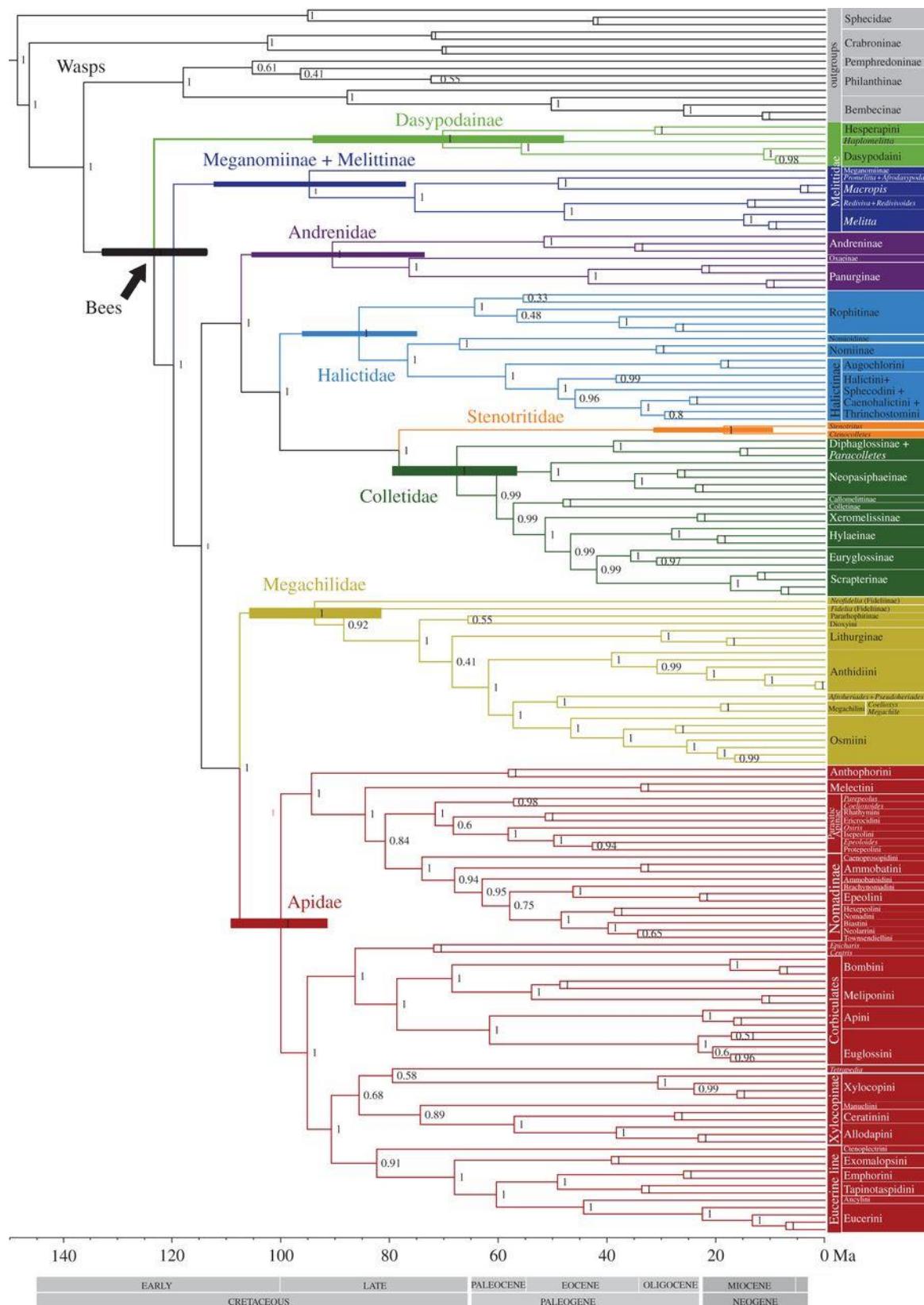
U razdoblju pliocena ili ranog pleistocena dogodio se značajan korak u evoluciji roda *Apis* – pojava toplinske homeostaze koja je pčelama omogućila veću neovisnost o okolišnim uvjetima. Uvjet za uspješnu toplinsku regulaciju bila je promjena u smještanju gnijezda, ne više na otvorenom nego u šupljinama. Ova je promjena morala biti nadopunjena mogućnošću komunikacije u mraku, a jednako je značajna bila i pojava okupljanja u roj-klupko, što je karakteristika tipična za sve vrste roda *Apis*.

**Tablica 1. Klasifikacija roda Apis**

<b>Carstvo</b>	Animalium (životinje)
<b>Grana</b>	Eumetazoa (prave životinje)
<b>Razvojna linija</b>	Protosomia
<b>Tip organizacije</b>	Polymeria (mnogokolutičavci)
<b>Koljeno</b>	Arthropoda (člankonošci)
<b>Skupina</b>	Mandibulata (čeljusnici)
<b>Potkoljeno</b>	Tracheata (uzdušničari)
<b>Razred</b>	Hexapoda (Insecta) (kukci)
<b>Podrazred</b>	Pterygota (krilaši)
<b>Odjel</b>	Neoptera (novokrilaši)
<b>Odsjek</b>	Oligoneoptera (malonovokrilaši)
<b>Red</b>	Hymenoptera (opnokrilci)
<b>Podred</b>	Apocrita (utegnutozadčani)
<b>Nadporodica</b>	Aculeatoidea (žalčari)
<b>Porodica</b>	Apidae (prave pčele)
<b>Potporodica</b>	Apinae (pčele)
<b>Rod</b>	Apis (pčele)
<b>Vrsta</b>	
	<i>mellifera</i> (Linnaeus, 1758)
	<i>floreæ</i> (Fabricius, 1787)
	<i>dorsata</i> (Fabricius, 1793)
	<i>cerana</i> (Fabricius, 1793)
	<i>nigrocincta</i> (Smith, 1861)
	<i>laboriosa</i> (Smith, 1871)
	<i>koschevnikovi</i> (Buttel Reepen, 1906)
	<i>andreniformis</i> (Smith, 1958)
	<i>nuluensis</i> (Tingek i sur., 1996)

Razred Insecta – kukci (lat. *insecare* 'zarezati', *insectus* 'usječen') obuhvaća više vrsta nego sve ostale životinske grupe zajedno. Procjenjuje se da na Zemlji ima oko milijun opisanih vrsta (vidi prilog 2), iako tropski krajevi nisu dovoljno proučeni (Grimaldi i Engel, 2005). Razred se dijeli na veći broj redova, koji obuhvaćaju Odonata (vretenca), Diptera (dvokrilci), Hymenoptera (opnokrilci) te još dvadesetak redova. Red Hymenoptera dijeli se na porodice Vespidae (ose), Formicidae (mravi) te Apidae (pčele).

Apidae su porodica pčela s više od 5.700 opisanih vrsta. Apidae su široko rasprostranjene a njihova je najveća raznolikost u tropskim regijama (engl. *Neotropical and Oriental regions*), gdje čine velik udio vrsta pčela. Uključuju i najvažnijeg oprasivača – medonosnu pčelu (*Apis mellifera*) te su izrazito raznolika grupa s razlicitim povijestima nastanka. Mnoge vrste gnijezde se u zemlji (npr. Emphorinae, Eucerinae), a neke se vrste gnijezde u stablima (npr. neke Xylocopinar i Tetrapedia) ili u stabljikama (npr. Ceratininae i Allodapinae) ili izgrađuju gnijezda od biljnih smola (npr. Euglossinae i Meliponinae). Socijalni život pojavljuje se u porodici Apidae na nižem stupnju socijalne organizacije, kod npr. Allodapinae i Bombinae, dok je napredniji stupanj socijalne organizacije kod npr. Meliponinae i Apinae. Porodica uključuje veliki udio (približno 30 %) kleptoparazitskih vrsta (Nomadinae, mnogi rodovi Apinae) kao i socijalnih parazita (npr. Bombinae i Allodapinae) (Danforth i sur., 2013).



Slika 2. Filogenetski razvoj pčela kroz povijesna razdoblja te njihova srodnost.

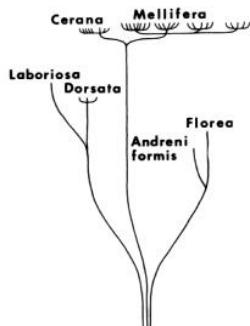
Preuzeto iz Cardinal i Danforth (2013)

Pčele sa peludnim košaricama (lat. *corbicula* 'košarica', Slika 27) pripadaju podporodici Apinae, unutar porodice Apidae. Socijalni oblik života je svojstvo koje dijele četiri roda Apini (medonosne pčele), Bombini (bumbari), Euglossini (pčele orhideja) i Meliponinae (bežalčane pčele).

**Bombinae** – bumbari, stvaraju obično manje gnijezdo u zemlji, s manjim rezervama hrane. Prezimljuje samo oplođena ženka. U gnijezdu postoje mužjaci, ženke i radilice. Ne prave gnijezda u obradivim površinama, pa se privođenjem zemljišta kulturi smanjuju uvjeti za njihov razvitak. Imaju veći značaj u oplodnji cvjetova sa dublje smještenim prašnicima (crvena djetelina, lucerna itd.). U gnijezdu može biti do 2.000 jedinki. Gnijezda prave od voska miješajući ga sa biljnim smolama.

**Meliponinae** – bežalčane pčele nađene su u tropskim i južnim subtropskim područjima. Brojnost jedinki u zajednici varira od nekoliko desetaka do preko 100.000 tisuća radilica, a uz medonosne pčele jedini su socijalni insekti u porodici Apidae. Matica i radilice morfološki se razlikuju. U svijetu postoji preko 600 vrsta podijeljenih u 60 rodova. U Južnoj Americi neke se vrste uzbajaju za proizvodnju meda. Pčele većine vrsta manje su od medonosne pčele, a radilice nekih vrsta dužine su 2-3 mm. Razlike u kastama jasno su izražene. Matice nemaju košarice za skupljanje peluda. Organizacija zajednice slična je kao kod medonosnih pčela. Zajednice su dugoživuće i roje se slično kao i medonosna pčela. Žive u šupljem drveću ili u zemlji. Neki rodovi nemaju žalac, pa se često zovu bežalčane pčele.

**Apinae** (prave pčele) imaju više rodova, a za pčelarstvo je važan rod **Apis**. Vrste roda Apis žive u socijalnoj zajednici: *Apis mellifera*, *Apis cerana*, *Apis dorsata* i *Apis florea*, te pet manje raširenih vrsta: *laboriosa*, *andreniformis*, *koschevnikovi*, *nuluensis* i *nigrocincta*. Njihova je srodnost prikazana na slici 3.



Slika 3. Srodnost vrsta roda Apis (iz Ruttner, 1988)

## 2.1 Vrste pčela

### 2.1.1 Socijalne pčele Azije (Azijske vrste roda Apis)

Prema filogenetskoj analizi baziranoj na morfometrijskim analizama, vrste azijskih pčela mogu se grupirati u tri osnovne skupine: velike pčele (*Apis dorsata*, *Apis laboriosa*), patuljaste pčele (*Apis andreniformis* i *Apis florea*) te pčele koje se gnijezde u šupljinama (*Apis cerana*, *Apis koschevnikovi*, *Apis nuluensis* i *Apis nigrocincta*) (Hepburn i Randloff, 2011).

Istraživanja većine azijskih vrsta pčela provođena su na relativno malom uzorku, te još nije u potpunosti postignut dogovor o priznavanju *A. binghami*, *A. breviligula*, pa i *A. laboriosa* kao zasebnih vrsta. U novijoj literaturi

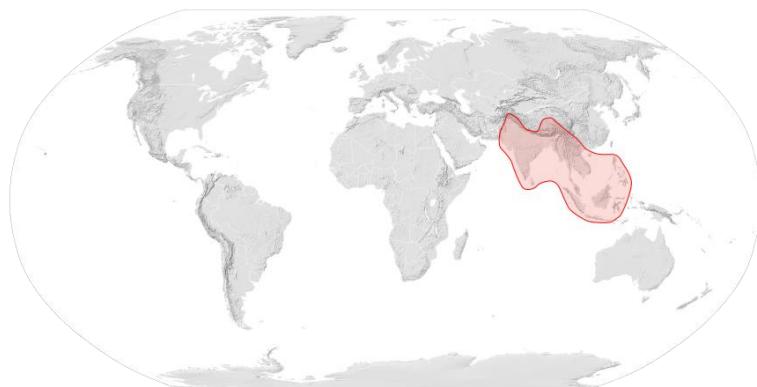
učestaliji su radovi o *A. laboriosa*, dok se druge dvije vrste spominju kao podvrste *A. dorsata* i nazivaju se *A. dorsata binghami* i *A. dorsata breviligula* (Lo i sur, 2010).

### *Apis dorsata*



Slika 4. *Apis dorsata* na saću. Foto: Bksimonb, CC BY-SA 3.0

*Apis dorsata* često se naziva i velika južnoazijska pčela (Slika 4), jer je domovina ove velike pčele prostor južne Azije (slika 5). Gnijezdo – jedno veliko saće – grade od voska na otvorenome, obično na stablima ili stijenama. Površina gnijezda često je veća od 1 m<sup>2</sup>. Med smještaju samo u manjem dijelu saća, uz spoj saća i podloge na kojoj je gnijezdo izgrađeno. Trutovske stanice nepravilno su razbacane između radiličkih. Istih su dimenzija, jedino su poklopci trutovskih stanica izdignutiji. Matičnjake grade na donjem rubu saća. Za vrijeme kratkog razdoblja rojenja, od osnovne zajednice se odvoji manji roj svakih 3-4 dana. Radilice ove vrste dva puta su veće od europske medonosne pčele. Razlike između radilica i matice vrlo su male. Budući da je saće izgrađeno na otvorenom prostoru, imaju dobro razvijene instinkte. Kad se u regiji u kojoj žive pogoršaju uvjeti, sele se u drugo područje gdje ima hrane.



Slika 5. Rasprostranjenost *Apis dorsata*. Karta: Sémhur Canuckguy. Wikimedia Commons.

### *Apis laboriosa*

Klasifikacija velikih pčela, *A. dorsata* i *A. laboriosa* godinama je upitno, te ih dio znanstvene zajednice smatra istom, a dio različitim vrstama. Kao i druge manje poznate vrste pčela, *A. laboriosa* iz područja Himalaje nije se spominjala gotovo cijelo stoljeće nakon prvog opisa 1871. godine. Ponovni interes za ovom vrstom pčela je pojačan nakon morfometrijskih i biogeografskih analiza u drugoj polovici 20. stoljeća (Sakagami i sur., 1980).

### *Apis cerana*

Domovina ove pčele je jugoistočna Azija, sve do Rusije na sjeveru i Japana na istoku. Ova je vrsta srodnica s našom medonosnom pčelom po načinu života. Sače je izgrađeno iz više paralelnih satina u zatvorenom prostoru. Pojedini članovi u zajednici morfološki su izdiferencirani, a najveći je broj radilica. Ne stvaraju velike zalihe hrane jer žive u području u kojem je hrana dostupna tijekom cijele godine. Svoja gnijezda napuštaju samo kada ih napadnu drugi insekti (mravi) te odlaze na drugo pogodno mjesto. Dobro su prilagođene životu u toplijim klimatima.



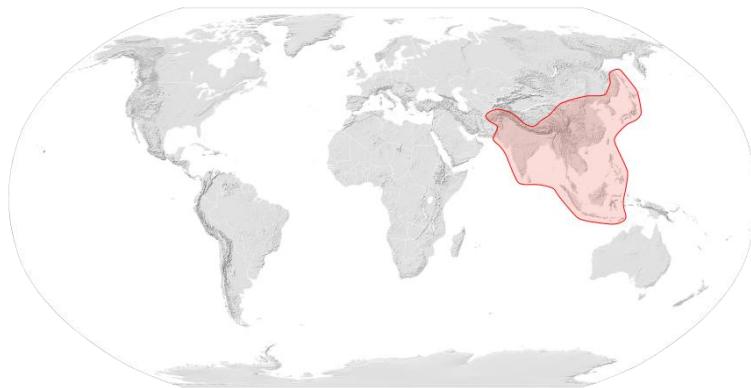
Slika 6. Odrasla radilica *Apis cerana*. Fotografija [Charles Lam](#) kroz Flickr, CC-BY-SA-2.0.

Pčele *A. cerana* razvile su poseban sustav obrane od azijskog stršljena (*Vespa velutina*), vrlo ozbiljnog predavatora pčela u Aziji (Slika 7).



Slika 7. Radilice *Apis cerana* u obrambenom klupku kojim podižu temperaturu oko stršljena.  
Foto: [Takahashi](#) via GFDL, CC BY-SA-2.1 JP.

*Apis cerana* izvorni je domaćin dvaju najznačajnijih uzročnika bolesti pčela *Varroa destructor* i *Nosema ceranae*, koji su prešli s *A. cerana* na *A. mellifera*. *Apis cerana* širi se izvan svog izvornog područja, i predstavlja značajnu prijetnju širenjem u Australiju.



**Slika 8. Rasprostranjenost *Apis cerana*.**  
**Kartu izradio: Sémhur Canuckguy. Wikimedia Commons.**

*A. cerana* i *A. koschevnikovi* trutovske stanice legla poklapaju debljim poklopcem (Slika 9). Ukoliko su trutovske stanice invadirane grinjom *varoe*, radilice ne pomažu da se otklope. Trutovi koji su invadirani većim brojem grinja oslabe i nisu u mogućnosti sami progristi poklopac stanice, što inače rade u vrijeme valjenja. Oni u takvim stanicama umiru zajedno s nametnicima i na taj način u leglu je stvorena klopka (Boecking, 1999; Boecking i Spivak, 1999, Rath, 1999).



**Slika 9. Poklopljene stanice trutovskog legla i nekoliko praznih stanica iz kojih su izašli odrasli trutovi.**  
**Foto: [Nikolaus Koeniger](#), Martin-Luther-Universität, Institut für Biologie, Bereich Zoologie**

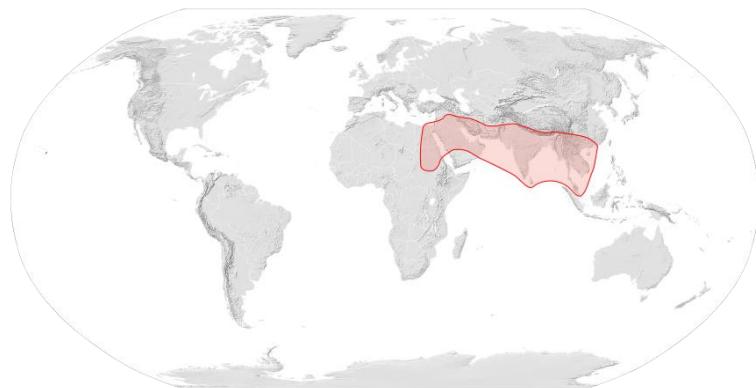
### *Apis florea*

Mala indijska pčela *A. florea* (Slika 10) opstaje u izrazito toploj i suhoj klimi na temperaturama koje prelaze i 50 °C. Razmnožava se rojenjem. Kada u prirodi nestane hrane i ova vrsta seli u potrazi za boljom pašom. *Apis florea* brani svoje grijezdo od mrava i drugih insekata nanošenjem širokog sloja vrlo ljepljive smole na granu s obje strane grijezda. Ukoliko ne uspije obraniti grijezdo, zajednica napušta lokaciju i odlazi na novu. Radilice znaju iz napuštenog grijezda prenositi vosak u košaricama na nogama na novu lokaciju.



**Slika 10. Odrasla radilica *Apis florea* na cvijetu. Foto: Gideon Pisanty (Gidip), CC BY 3.0**

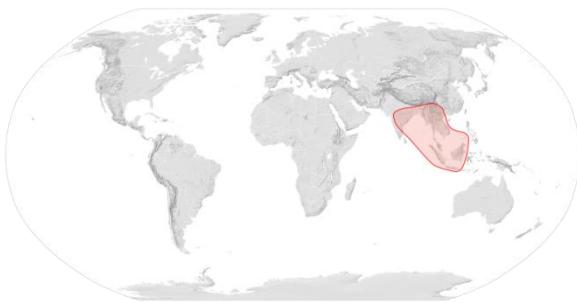
Ova vrsta gradi gnijezdo od samo jednog saća u niskom raslinju. Na saću se nalaze različite stanice: radiličke, trutovske i matičnjaci te duge cilindrične stanice za smještanje meda.



**Slika 11. Rasprostranjenost *Apis florea*. Karta: Sémhur Canuckguy. Wikimedia Commons.**

#### *Apis andreniformis*

*Apis andreniformis* relativno je rijetka vrsta pčela rasprostranjena u tropskom i suptropskom području jugoistočne Azije (Slika 12). *A. andreniformis* dugo nije priznata kao zasebna vrsta, nego se smatralo da je podvrsta *Apis florea*. Novije studije su potvrdile značajne razlike između ovih pčela te su razdvojene u zasebne vrste (Wongsiri i sur., 1990).



**Slika 12. Rasprostranjenost *Apis andreniformis*.**  
**Kartu izradio: Sémhur Canuckguy. Wikimedia Commons.**

#### *Apis koschevnikovi*

Stanište *Apis koschevnikovi* ograničeno je na tropске vazdazelene šume Malajskog poluotoka, Bornea i Sumatre. Pčele su tamnosmeđe boje, a radilice imaju nešto svjetlijе abdominalne tergite (Hadisoesilo i sur., 2008).

#### *Apis nuluensis*

*Apis nuluensis* pronađena je u planinskom području Sabah na Malezijskom dijelu otoka Borneo, premda se pretpostavlja da je prisutna i duž planinskog lanca Crocker Range, duboko u Borneu. Temeljem mtDNA analize utvrđena je bliska povezanost *A. nuluensis* s *A. cerana* (Tanaka i sur., 2001 cit. iz Hepburn i Randloff, 2011). Smatra se da je ova vrsta potekla iz izolirane populacije pčela koje su kolonizirale Borneo u vrijeme plio-pleistocenskih glacijacija.

#### *Apis nigrocincta*

Stanište *A. nigrocincta* je na Indonezijskom otoku Sulawesi i malim susjednim otocima, te na otoku Mindanao unutar Filipinskog otočja. Pretpostavlja se da je izvorišno potekla iz Kine, jer je morfološki sličnija pčelama *A. cerana* s kopna nego pčelama s jugozapada (Hepburn i Randloff, 2011).

Pčele koje svoja gnijezda prave u zaštićenim prostorima, *A. cerana*, *A. koschevnikovi*, *A. nuluensis* i *A. nigrocincta*, grade saće u tamnim šupljinama (u deblima, ispod krovova, u špiljama). Svoja gnijezda grade bliže zemlji, najčešće na 4-5 m visine. Gradnja gnijezda vrlo je slična *A. mellifera*. Više satina izgrađuju paralelno na jednakoj udaljenosti (pčelinji razmak). Stanice saća grade u dvije veličine – manje za radiličko, a veće za trutovsko leglo. Matičnjake grade na donjem rubu saća. Otvori koje rade na trutovskim stanicama karakteristični su za *A. cerana* i *A. koschevnikovi*, dok ih *A. nigrocincta* ne gradi, a za *A. nuluensis* nema podataka (Hepburn i Randloff, 2011).

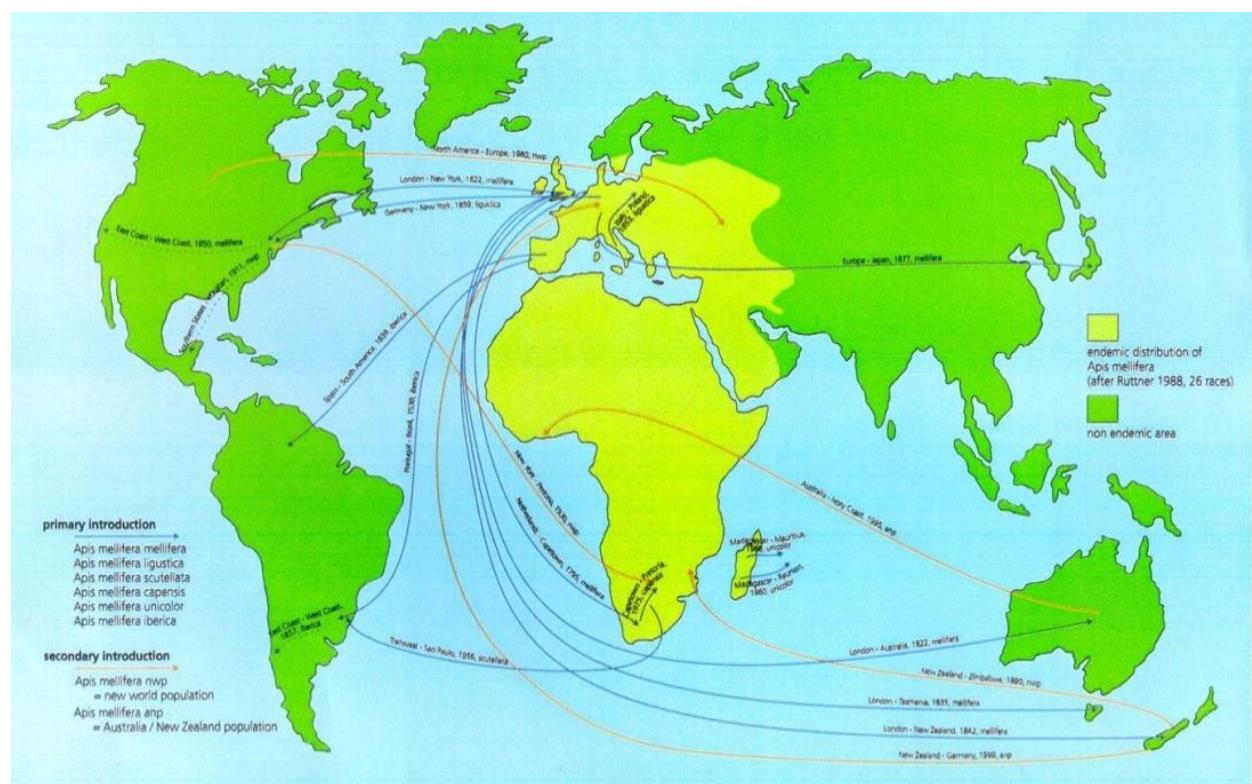
## 2.1.2 Pčele starog svijeta (pčele Europe, Afrike i zapadne Azije)

### Medonosna pčela *Apis mellifera*

Švedski prirodoslovac Carl von Linné (ili latinizirano Carolus Linnaeus 1707. – 1778.) medonosnoj pčeli je dao naziv *Apis mellifera*, što znači pčela koja skuplja med. To se ime upotrebljava i danas. Kasnije je utvrđeno da pčele ne skupljaju med kao gotov proizvod, već ga u košnici same proizvode preradom nektara posebnim postupkom i tako ga konzerviraju za svoje potrebe. Zbog toga je Linné promjenio naziv u *Apis mellifica*, 'proizvođač meda'. No, niti sam autor termina nema pravo promijeniti naziv, tako da se danas ponovo upotrebljava prvi originalni naziv *Apis mellifera* (Engel, 1999).

### Rasprostranjenost medonosne pčele

Izvorna rasprostranjenost *A. mellifera* obuhvaća Europu, Afriku i zapadnu Aziju, a danas je rasprostranjena po čitavom svijetu. U Sjevernu Ameriku prenesena je početkom 17. stoljeća (1604. g.), a u Južnu Ameriku i Australiju sredinom 19. stoljeća (Slika 13). Osobine ove vrste pčela dobro su poznate, pa je uzgajivači, bez obzira gdje se uzgajala, nazivaju „domaća pčela“.

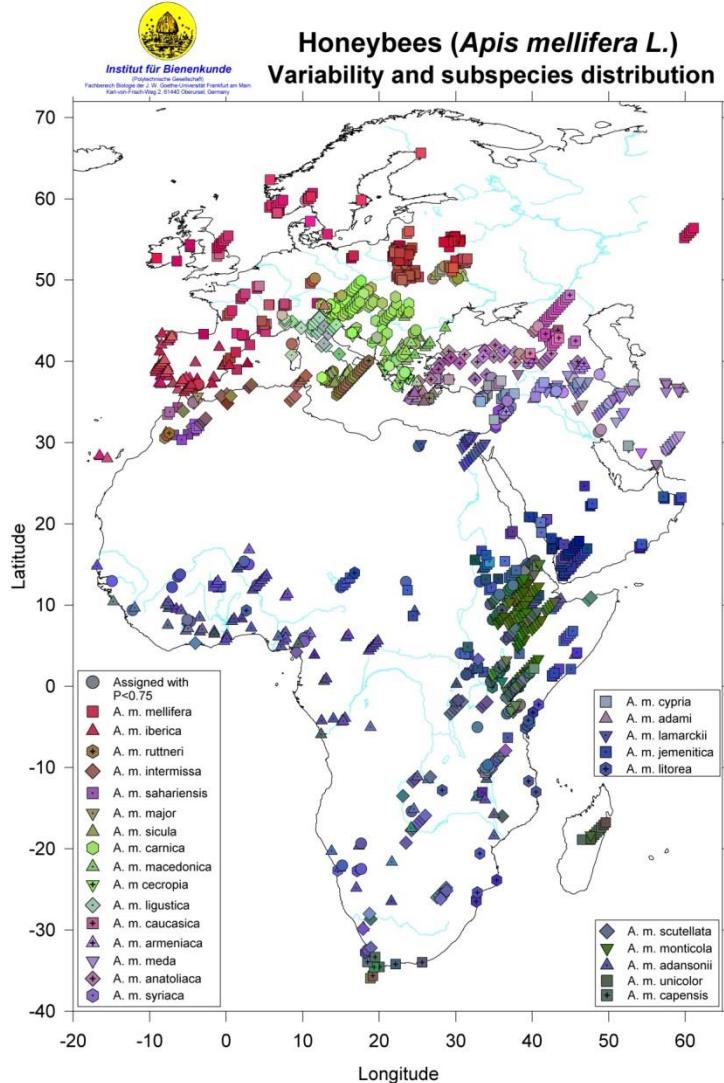


Slika 13. Primarne i sekundarne seobe *A. mellifera*  
(Dorothea Brückner, Sveučilište Bremen i Robin Crewe, Sveučilište Pretoria)

Danas se pčele mogu pronaći tamo gdje klimatske prilike omogućavaju njihov život. Njihova je prilagodljivost izuzetna te su rasprostranjene od ekvatorijalnih područja pa sve do polarnog kruga. Pčele su na području Sjeverne

i Južne Amerike, Australije i Novog Zelanda prenesene prije 100 do 400 godina. One se po izgledu ne razlikuju značajnije od pčela iz njihovog izvornog područja. Međutim, postoji značajna razlika u varijabilnosti unutar ovih skupina pčela. Pčele na novim područjima predstavljaju tek manji segment, a glavnina je genetske raznolikosti pčela na njihovim izvornim područjima.

U izvornim područjima Europe, Afrike i zapadne Azije pčele su ostale prepuštene prirodnoj selekciji. Utjecaj čovjeka na život pčela bio je malen i vjerojatno samo od lokalnog značenja, možda nešto izraženiji na nekim izoliranim otocima ili u polupustinjskim uvjetima. U različitim regijama pod utjecajem klime, flore i prirodnih neprijatelja pojedine skupine pčela su se izmijenile i prilagodile lokalnim uvjetima, kao što je to slučaj s ostalim divljim životinjama ili biljkama. Ove skupine poznate su kao prirodne ili zemljopisne pasmine. U ovom slučaju termin „pasminka“ nema isto značenje u uzgoju pčela kao što ima u uzgoju drugih vrsta domaćih životinja (npr. goveda ili pasa) (Ruttner, 1987). Zemljopisne pasmine pčela rezultat su prirodne selekcije u njihovom izvornom području, pčele su se prilagodile na izvorni okoliš, ali ne uvijek i na zahtjeve pčelara (Slika 14).



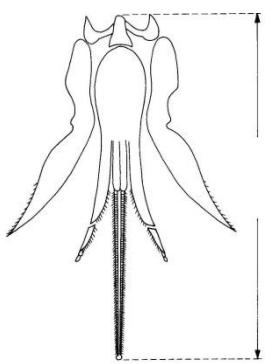
**Slika 14. Zemljopisna rasprostranjenost i varijabilnost medonosne pčele *Apis mellifera* (s dopuštenjem Institut fur Bienenkunde, Oberursel, Njemačka)**

Zemljopisne pasmine pčela vrlo su različite i predstavljaju genome koji su različito preilagođeni na različite okolišne uvjete. Čak i unutar ovakvih pasmina prilagođenih određenim uvjetima okoliša postoje ekotipovi, manje skupine adaptirane na posebnosti određenog područja (Ruttner, 1988).

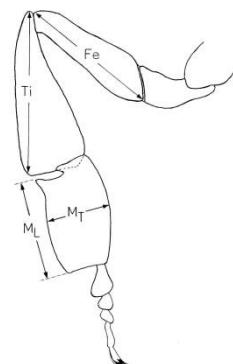
## Pasmine pčela

Pripadnost pčela određenoj pasmini moguće je odrediti korištenjem biometričkih i molekularnih metoda. U početku se boja koristila kao temeljna odlika za razlikovanje pasmina. Još se i danas u Americi, gdje nema jasnih granica između pasmina, pčele dijele na „tamne“ i „žute“, no određivanje boje nije dovoljno za utvrđivanje pasminske pripadnosti.

Razlike u veličini između pojedinih pasmina mogu se utvrditi pažljivijim promatranjem bez uporabe pomagala. Mjerenjem određenih dijelova tijela (širina prsa ili trbušnih segmenata, dužina rilca (Slika 15), nogu (Slika 16) ili krila(Slika 17) ove se razlike mogu još točnije utvrditi. U Europi, sjeverna, tamna pčela veća je od južnijih pasmina (žuta, siva). Razlike u veličini tijela vide se i u veličini prirodno izgrađenih stanica saća, koje su u manjih pasmina manje. Isto tako, u Europi, manje pčele imaju duže noge, krila i rilce u odnosu na veličinu cijelog tijela.



**Slika 15. Dužina rilca (Ruttner i sur., 1978)**



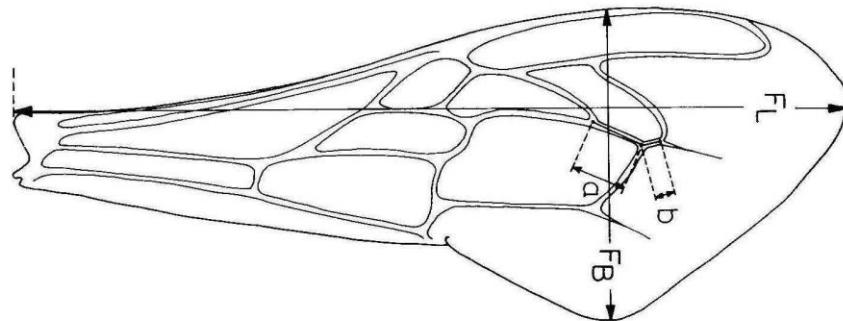
**Slika 16. Mjere na zadnjoj nozi (Ruttner i sur., 1978)**

Fe – dužina femura, Ti – dužina tibije, MT – širina metatarzusa, ML – dužina metatarzusa

Između najudaljenijih pasmina egipatske i kavkaske pčele utvrđena je razlika od 1,7 mm u dužini rilca, što predstavlja gotovo 25% od ukupne dužine rilca. Ovo je ujedno i jedna od značajnih odlika koja ima izravan utjecaj na uspješnost pčela u skupljanju nektara ili u opršavanju. Pčele s duljim rilcem (kavkaska, siva, žuta) mogu se uspješno koristiti u opršavanju djetalina.

Neke pasmine pčela imaju dlačicama gusto obrasle široke pojaseve na zatku (siva i kavkaska), dok druge pasmine imaju tijelo obraslo rijetkim dlačicama. Boja dlačica posebno je jasno izražena u trutova. Trutovi kavkaske pčele imaju crne dlačice, tamne pčele tamnosmeđe do crne, dlačice su sive u trutova sive pčele i žute u trutova talijanske pčele.

U taksonomiji pčela, ožiljenost krila ima značajnu ulogu. Crtasta zadebljanja na krilima imaju stalan oblik, međusobno se spajajući zatvaraju polja ili stanice. Oblik određenih polja, njihova veličina i omjeri te kutevi pokazuju mnoge karakteristične odlike. Na prednjem je dijelu prednjih krila jedna radialna stanica ispod koje su tri kubitalne stanice. U trećoj kubitalnoj stanici donja žila podijeljena je u dva dijela različite dužine. Kraći dio (*b*) oko dva puta je kraći od dužeg dijela (*a*) (Slika 17). Kod naše sive pčele dulji je kraj dulji 2,5-3 puta. Ovaj odnos je nasljeđan, a zovemo ga **krilni** ili **kubitalni indeks**.



**Slika 17. Kubitalni indeks (Ruttner i sur., 1978)**  
**( $F_L$  – dužina krila,  $F_B$  – širina krila, a – kubitalna vena a, b – kubitalna vena b)**

Osim kubitalnog indeksa, za razlikovanje pasmina koristi se niz drugih karakteristika kao što su broj kukica na krilima, širina i dužina segmenata nogu, oblik i veličinu voštanih žlijezda i oblik hitinskih pločica na spolnom organu truta (Ruttner, 1987). Meixner i sur. (2013) dali su detaljan pregled dostupnih standardnih metoda koje se koriste za prepoznavanje podvrsta (pasmina) i ekotipova medonosne pčele ili se koriste za potvrđivanje pripadnosti određenoj populaciji za korištenje u uzgoju ili u zaštiti (konzervaciji) pojedinih pasmina.

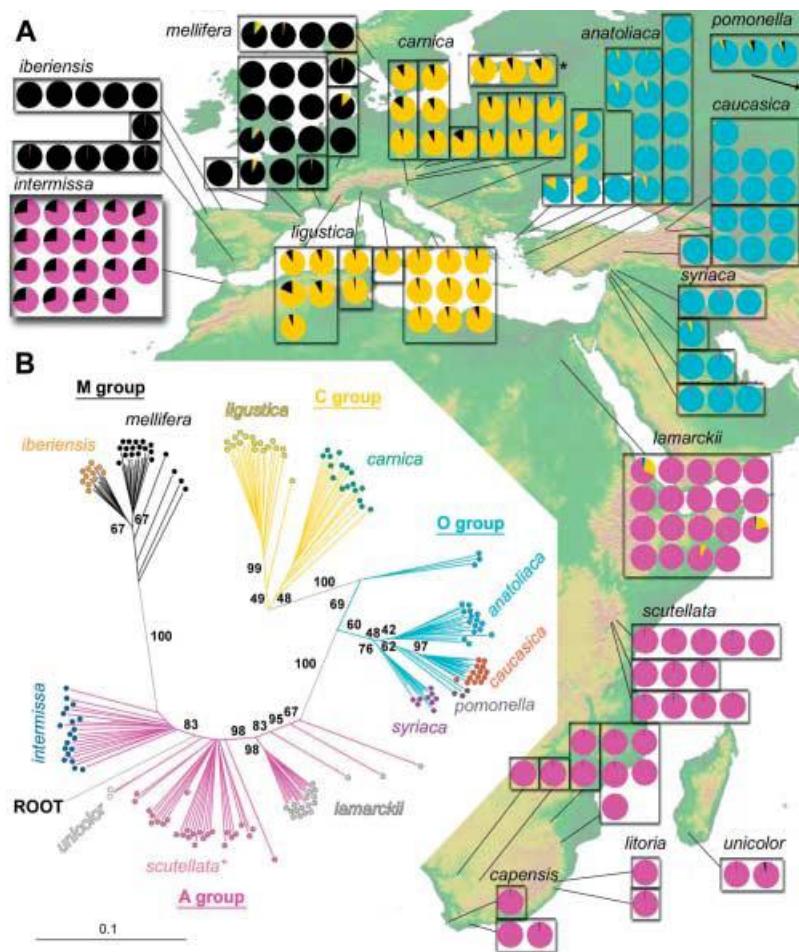
Primjenom molekularnih metoda, zemljopisne pasmine medonosnih pčela, prema prvcima širenja nakon ledenog doba podijeljene su u četiri osnovne evolucijske skupine (Slika 18):

A – područje središnje i južne Afrike, pasmine grupe A

M – područje sjeverne Afrike i Zapadne Europe, pasmine grupe M

C – područje sjevernog Mediterana, pasmine grupe C

O – područje zapadne Azije, pasmine grupe O



Slika 18. Diverzifikacija pasmina pčela primjenom molekularnih metoda (Whitfield i sur., 2006)

### 2.1.2.1.1 Glavne afričke pasmine pčela (grupa A)

*Apis mellifera intermissa* rasprostranjena je u državama Magreba od Maroka do Libije. To je tamna i vrlo sitna pčela, s naglašenim obrambenim ponašanjem i jakim nagonom za rojenje. U razdoblju rojenja zajednica uzgoji više od 100 matica. U vrijeme suša, gotovo 80% zajednica može stradati te je za očuvanje pasmine nagon za rojenjem od izuzetne važnosti. Dobro je prilagođena ekstremnim uvjetima sjeverne Afrike.

*Apis mellifera lamarckii* rasprostranjena je u Egiptu u porječju Nila. Ova pasmina užgaja brojne matice u vrijeme rojenja. Po svojim su odlikama bliže pčelama centralne Afrike.

*Apis mellifera adansonii* raširena je na zapadnom dijelu afričkog kontinenta između Sahare i pustinje Kalahari. To je vrlo sitna pčela, prepoznatljiva po ožilju krila. Ova je pasmina vrlo dobro prilagođena lokalnim uvjetima. Da bi izbjegle sušna razdoblja kroz godinu, pčele se sele u druga područja u potpunosti napuštajući košnicu. Budući da su gubitci zajednica zbog ekstremne klime i neprijatelja veliki, zajednice se roje više puta godišnje. Zbog suhe klime, i mali se rojevi mogu održati na otvorenom bez posebnih skloništa. Da bi se zaštitile, pčele su razvile vrlo jak nagon za obranu (iskazuju vrlo agresivno ponašanje).

*Apis mellifera scutellata* raširena je u središnjem i jugoistočnom dijelu afričkog kontinenta. Pčele ove pasmine izrazito su agresivne i brane zajednicu već na udaljenosti do 15 metara. Uljeza napadaju i prate stotine pčela i dalje od jednog kilometra. Zbog brojnosti pčela koje brane gnijezdo i napadaju bilo životinje ili čovjeka ako im se neoprezno približi, ove su pčele doobile naziv „pčele-ubojice“. Posebno su postale poznate nakon što su matice ovih pčela 1956. godine izvezene u Brazil kako bi se njima popravile lokalne pčele, koje su izvorno dopremljene iz Europe. Očekivalo se da će se križanjem dobiti pčele bolje adaptirane na tropske uvjete. Na kraju se ova pretpostavka pokazala i više nego točnom. Pčele su se izrojile, križanci su se vrlo brzo umnožili, počeli migrirati i do danas su se proširili do južnih Sjedinjenih Država. Godišnje su se širile od 150 do 300 km.

Kapska pčela *Apis mellifera capensis* rasprostranjena je u južnom dijelu Južnoafričke Republike. Ova pasmina pčela ima jednu posebnost – radilice ove pasmine pčela imaju razvijenu spermateku, no do sada nije utvrđeno da su radilice oplođene te da u spermateci ima spermija. Većina radilica ima aktivne i razvijene jajnike. Radilice kapske pčele zalijeću se u košnice drugih pasmina gdje vrlo brzo počinju polagati jaja. I kod drugih pasmina pčela u radilica se katkada razviju jajnici i radilice polažu neoplođena jaja. Uobičajeno su ta jaja haploidna, i iz njih se razvijaju mužjaci – trutovi. Jedino radilice kapske pčele polažu neoplođena diploidna jaja iz kojih se razvijaju ženke s istim nasljednim svojstvima. Jaja u svom formiranju prolaze mejozu, ali se nakon toga polarno tjelešće spaja s jezgrom jajeta i restrukturira diploidni broj kromosoma. Ova se pojava naziva **automikična telitokija** (Neumann i Moritz, 2002). Ovakvo ponašanje kapskih pčela rezultira uništavanjem napadnute zajednice, jer ove pčele nisu sklone skupljanju hrane, pa napadnuta zajednica strada od gladi.

### 2.1.2.1.2 Orijentalne pčele (grupa O)

Orijentalna skupina pčela bila je dobro izolirana od drugih podvrsta prije nego su se podvrste počele miješati pod utjecajem čovjeka.

#### *Apis mellifera anatolica*

Stanište *A. m. anatolica* je na području Turske. Ove su pčele prilagođene ekstremnim uvjetima na području stepa s kratakim razdobljem za skupljanje hrane. Brzo reagiraju na nestaćicu hrane smanjenjem legla kako bi sačuvale rezerve hrane i energiju, što je posebno izraženo u sjevernim područjima rasprostranjenosti.

#### *Apis mellifera* var. *caucasica* – kavkaska pčela

Rasprostranjena je na planinskim predjelima Kavkaza i u Gruziji, Azerbejdžanu i Armeniji. Postoje dva ekotipa ove pčele: siva kavkaska i siva gruzijska pčela. Jedina je pasmina iz orijentalne skupine koja se proširila i uzgaja se i izvan svog izvornog područja. Pčele ove pasmine, u odnosu na ostale, imaju nešto duže rilce (prosječno oko 7 mm). Dobro brane košnicu od krađe, a rijetko napadaju druge zajednice. Dobro zimuju. Ponekad izlijeću iz košnice i na nižim temperaturama. Slabo se roje, a pri radu su blage. U košnicu unose dosta propolisa i njime lijepe okvire, što pčelarima stvara teškoće u radu.

### *Apis mellifera pomonella*

*Apis mellifera pomonella* najistočnija je podvrsta medonosnih pčela, čija se populacija prostire na području Tien Shan planinskog lanca. Ova podvrsta ima zajedničku filogenetsku i zemljopisnu povijest s podvrstama *A. mellifera* na krajnjem istoku prirodne rasporstranjenosti (Shepard i Meixner, 2003).

### *Apis mellifera syriaca*

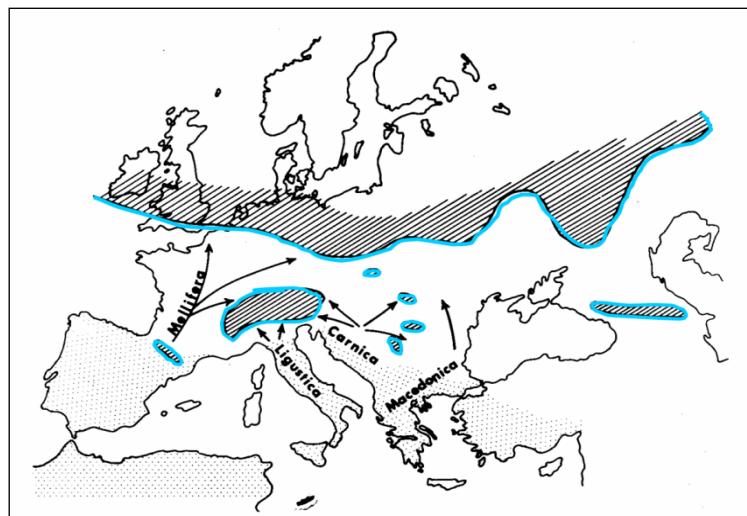
Nastanjuje planine i doline istočno od Mediterana (Izrael, Jordan, Libanon, Sirija). Najmanja je od svih orijentalnih i europskih pasmina, te su i stanice saća manje. Dlačice na zatku su kratke, boja kutikule je svjetložuta. Nije dobra skupljačica, ali zbog ekstremih uvjeta dobro brani zajednicu od predavara. Pčele prate uljeza i preko 500 m od košnice (gnijezda), a napadaju i druge životinje (konje, deve, mule). Koriste vrlo malo propolisa. U vrijeme rojenja uzgoje daleko veći broj matica (i do 200) u usporedbi s drugim podvrstama (Ruttner, 1988)

### *Apis mellifera meda*

*Apis mellifera meda* autohtono obitava na području Irana i Iraka. Kod ove pasmine dominira žuta boja kolutića na zatku. Pčele žive visoko u planinama (2600 m) i dobro su adaptirane na duge zime. Imaju jako izražen nagon za rojenjem, no za razliku od *A. m. syriaca*, uzgoje prosječan broj matičnjaka (10 do 20). Koriste mnogo propolisa, dobro brane svoja gnijezdo. Zabilježena je introdukcija ove pasmine na području Bosne i Hercegovine krajem 20. stoljeća.

#### 2.1.2.1.3 Pčele Zapadne Europe (grupa M)

Nakon posljednjeg ledenog doba tamne pčele proširile su se s Pirinejskog poluotoka prema sjeveru preko Francuske, Njemačke i Poljske do centralne i sjeverozapadne Rusije. Žute pčele proširile su se na Apeninskom poluotoku na sjever do podnožja Alpa. Sive pčele proširile su se iz južne Europe kroz Panonsku nizinu na sjever, a širenje na sjeverozapad zaustavile su Alpe.



Slika 19. Širenje glavnih pasmina *Apis mellifera* na evropskom kontinentu nakon posljednjeg ledenog doba (Ruttner, 1988)

Sjeverne tamne pčele imaju veće tijelo od južnih pasmina. Južne pčele su sitnije ali imaju veća krila, duže noge i rilce. Na području Mediterana vidljiva je velika raznolikost podvrsta *A. m. mellifera*, te se smatra glavnim centrom gena ove vrste. (Ruttner, 1988)

#### ***Apis mellifera mellifera***

*Apis mellifera mellifera* L. – tamna europska pčela (eng. *Black bee*). Rasprostranjena je u zapadnoj i sjevernoj, te u dijelu srednje Europe. Ova pasmina ima nekoliko ekotipova koji se nazivaju prema kraju gdje su nastali, npr. francuska pčela, ukrajinska pčela itd. To su krupne pčele koje imaju kratko rilce (5,7 do 6,4 mm). Boja hitina vrlo je tamna i ujednačena, rijetko s malim smeđim ili žućkastim mrljama na drugom i trećem tergitu, ali nemaju obojen čitav kolutić. Imaju rijetke i duge dlačice po tijelu. Boja dlačica na prsištu trutova je tamnosmeđa, katkad crna. Kubitalni indeks kreće se od 1,3 do 2,1.

Vrlo su nervozne i agresivne. Imaju polagan proljetni razvoj i zajednicu razviju do srednje veličine. U kasno ljeto imaju jake zajednice te u zimu ulaze s puno pčela. Nemaju izraženu sklonost rojenju. Sklone su krađi, za vrijeme pregleda košnice pčele su nemirne, razmire se po košnici i bježe sa saća. Osjetljive su prema bolestima legla i loše se brane od voskovog moljca. Uslijed navedenih karakteristika, tijekom proteklog stoljeća istisnule su ih iz uzgoja druge podvrste *A. mellifera*. Posljednjih godina učestali su napori za očuvanje i konzervaciju u nizu zemalja u kojima je izvorna.

#### ***Apis mellifera iberiensis***

Nastanjuje Pirinejski poluotok. Dobro brani gnijezdo te ima brzu reakciju na uljeza, nemirna je na saću, sklona rojenju, te obilato koristi propolis. Postoje dva ekotipa.

### **2.1.2.1.4 Pčele sjevernog Mediterana, srednje i južne Europe (grupa C)**

#### ***Apis mellifera cercropia***

Područje je rasprostranjenosti *A. m. cercropia* južna Grčka uključujući Peloponez. Ova je podvrsta značajno je potisnuta unosom drugih pasmina pčela.

#### ***Apis mellifera macedonica***

*A. m. macedonica* priznata je kao podvrsta tek 1988. godine na temelju opsežnih morfometrijskih analiza, što je kasnije potvrđeno i molekularnim analizama (Uzunov i sur., 2014). Rasprostranjena je na jugoistočnom dijelu Balkanskog poluotoka, od Albanije, Grčke, Republike Makedonije do Bugarske, te do Ukrajine i južne Poljske (Ruttner, 1988).

#### ***Apis mellifera ruttneri***

*A. m. ruttneri* endemična je pasmina na području otoka Malte, a opisana je kao zasebna zemljopisna pasmina na temelju diskriminantnih morfoloških analiza. Istraživanja mitohondrijske DNA te opis svojstava ponašanja podupiru čvršću povezanost *A. m. ruttneri* s pčelama sjeverne Afrike (*A. m. intermissa*) nego s drugim europskim podvrstama. Unošenje drugih zemljopisnih pasmina ugrožava opstanak ove jedinstvene pasmine.

### ***Apis mellifera sicula***

Nastanjuje otok Siciliju, kritično je ugrožena vrsta kao i *A. m. ruttneri* zbog introdukcije drugih pasmina radi mirnoće i potreba opršivanja nasada citrusa.

### ***Apis mellifera cipria***

Nastanjuje otok Cipar. Zbog učestalih napada osa i stršljena razvila je jak nagon za obranom zajednice. Kada su napadnute, pčele fromiraju klupko oko uljeza te podignu temperaturu, slično kao i *A. cerana* (slika 9).

### ***Apis mellifera adami***

Pčele otoka Krete opisao je Brat Adam po kojem je dobila ime kada je Ruttner (1980) publicirao istraživanja o ovoj populaciji pčela. Kasnijim istraživanjima (Bouga i sur., 2005) navodi se da je *A. m. adami* u nestajanju, vjerojatno zbog introdukcije drugih pasmina.

### ***Apis mellifera ligustica* – žuta pčela (engl. *Italian bee*, njem. *Italienische Biene*)**

Potječe s Apeninskog poluotoka, a širenje na sjever zaustavile su Alpe. Posebno je popularna u područjima s toplom klimom, pa je rasprostranjena u Americi (SAD) i Australiji. To su nešto sitnije pčele izduljenog tijela. Imaju dulje rilce (6,3 do 6,6 mm). Boja hitina na zatku vrlo je svijetla na trbušnim, jednako kao i na leđnim ljušćicama, no u pojedinih sojeva boja cijelog abdomena je žuta, pa ih zovu i zlatnim pčelama (*Aurea*). Boja dlačica je žučkasta, što je posebno izraženo u trutova. Dlačice su guste i kratke. Kubitalni indeks kreće se od 2,0 do 2,7.

U proljeće se sporije razvijaju, a ljeti i u jesen imaju vrlo jake zajednice. Prezimljavaju u velikim zajednicama i troše mnogo hrane za prezimljavanje. U hladnijim područjima teško podnose zimu. Ukoliko paše nisu dobre, često zbog velike potrošnje hrane mogu stradati od gladi.

Ponašanje na saču varira, a najčešće su mirne. Nagon za rojenjem slabo je izražen. Sklone su krađi. Imaju slabije razvijen instinkt za skupljanje hrane. Nemaju izražen obrambeni nagon.

### ***Apis mellifera carnica* – siva pčela (engl. *Carniolan bee*, njem. *Krainer Biene, Kärntner Biene*)**

*Apis mellifera carnica* hrvatska je izvorna pasmina pčela. Prirodno je rasprostranjena južno od Alpa u prostoru panonske nizine i Balkanskog poluotoka. To su sitnije pčele koje imaju dugo rilce (6,4 do 6,8 mm). Tijelo im je obraslo kratkim i gustim dlačicama sive boje. Boja hitina je tamna, gotovo crna, a na drugom i trećem tergitu često imaju smeđe mrlje, a katkada je i cijeli prsten žučkasto-smeđ. Kubitalni indeks radilica kreće se od 2,4 do 3,0 a tipičan je 2,7 (Ruttner, 1988).

To su najmirnije pčele. Prezimljavaju u malim zajednicama i troše malo hrane u zimskom razdoblju. Uzgoj legla započinje s prvim unosom peludi, tako da se zajednica razvija ubrzano. Ljeti siva pčela ima leglo ukoliko postoji unos peluda. U jesen se veličina zajednice naglo smanjuje. Prezimljavanje je dobro i u lošim klimatskim uvjetima. Prostor lijepe propolisom manje od drugih europskih pasmina pčela. Krajem 19. i u prvoj polovici 20. stoljeća jedan od glavnih proizvoda bili su rojevi, te je tadašnji način pčelarenja imao jak utjecaj na pojačavanje nagona za rojenjem, koji se sada nastoji smanjiti selekcijom.

Siva pčela razvila se u dijelu Europe gdje su klimatske prilike uvjetovane jakim kontinentalnim strujanjima koja rezultiraju dugim i oštrim zimama te vrućim ljetima. U takvim okolnostima nastale su i glavne odlike ove pasmine pčela, vitalnost i brza, energična reakcija na svaku promjenu u prirodi.

Pod utjecajem različitih okolišnih i klimatskih uvjeta razvili su se na određenim područjima posebni tipovi sive pčele (ekotipovi), koji se međusobno ne razlikuju po vanjskim tjelesnim znacima već samo po ponašanju. Najvažniji ekotipovi:

1. *Apis mellifera carnica alpina* – Alpska siva pčela raširena je u Austriji i alpskom dijelu Slovenije. Odlikuje se dobrim proljetnim razvojem, dobrim iskorištavanjem proljetne paše, jače izraženim nagonom za rojenjem i mirnoćom.
2. *Apis mellifera carnica pannonica* – Panonska siva pčela. Raširena je u nizinskim prostorima od istočnog dijela Austrije u Panonskoj nizini. Ona se nešto slabije roji, proljetni razvoj započinje ranije i nešto polaganije nego alpski ekotip.
3. *Apis mellifera carnica mediterana* – Mediteranska siva pčela raširena je na obalnom i otočnom području Hrvatske te u južnom dijelu Bosne i Hercegovine. Proljetni je razvoj polaganiji, dosta se roji. Ona je nemirna i više se na povratku sa paše zalijeće u tuđe košnice. Zbog stalnih vjetrova, leti nisko pa u skupljanju hrane pokriva manje područje.

**Tablica 2. Odlike pojedinih pasmina pčela**

<i>Odlika</i>	<i>mellifera</i>	<i>ligustica</i>	<i>carnica</i>	<i>caucasica</i>
Razvoj u proljeće	polagan	srednji	brz	brz
Zajednice tijekom sezone	srednje	vrlo velike	velike	male
Zajednice tijekom zime	srednje	velike	male	male
Leglo u zimi	nema	ima	nema	nema
Nagon za rojenjem	umjeren	slab	jak	slab
Ponašanje na saču	nemirna	mirna	mirna	mirna
Prikupljanje propolisa	mnogo	slabo	slabo	mnogo
Zalijetanje	nije sklona	sklona	nije sklona	sklona

### **2.1.2.1.5 Križanci i druge skupine pčela**

#### ***Buckfast pčele***

Uzgoj *Buckfast* pčela započet je nešto prije 1920. godine u Engleskoj, u samostanu Buckfast Abbey, po kojem su dobile ime. Osnovu za uzgoj pčela činio je varijetet *Apis mellifera mellifera* raširen na Britanskom otočju, a prva križanja su bila s *A. mellifera ligustica* iz sjeverne Italije. U dva naredna desetljeća izolirani su i praćeni sojevi pčela iz Francuske, te pošto su se ustalili u željenim odlikama (oko 1940. godine), križani su s osnovnim zajednicama. Početkom šezdesetih godina 20. stoljeća sojevi pčela donijeti su iz Grčke (*A. mellifera cercropia*), ali su uključeni u osnovni uzgoj tek nakon više godina izoliranog linijskog uzgoja, praćenja i konačno stabiliziranja željenih odlika. Kasnijih godina su na jednak način u uzgoj uključene i pasmine pčela iz Turske (*A. mellifera anatolica*).

Temeljni cilj uzgoja *Buckfast* pčela bio je da se donesu i ugrade sve poželjne nasljedne odlike iz pasmina u kojima su te odlike najjače izražene (Adam, 1987).

Budući da je jedan od najvećih izazova uzgojiti pčele otporne na nametnik *V. destructor*, danas uzgajivači *Buckfast* pčela istražuju različite pasmine kako bi utvrdili koja se od njih najbolje štiti od nametnika, a može se dobro križati s osnovnom linijom *Buckfast*. Trenutno se ispituju *A. m. monitcola* (Istočnoafrički planinski pojasi), *A. m. sahariensis* (Maroko), *A. m. meda* (Iran), *A. m. lamarckii* (Egipat). Još uvijek nisu podvrgnute testiranju, ali su zanimljive *A. m. unicolor* (Madagaskar), kao i pčele iz istočne Rusije i sjeverne Kine.

Svakako treba istaknuti da se radi o hibridnom uzgoju, stoga je, ukoliko se želi pčelariti ovim pčelama, potrebno stalno nabavljati matice iz certificiranog uzgoja. Unošenje ovog (i drugih mogućih) hibrida na prostore prirodne rasprostranjenosti određene zemljopisne pasmine izravno ugrožava očuvanje i prepoznatljivost izvornih pasmina (IUCN, 2017).

#### ***Primorsky pčele***

U regiji Primorsky na ruskoj obali Tihog oceana europske medonosne pčele *Apis mellifera* nisu izvorne, nego su na ovo područje donesene krajem 19. stoljeća. U to je vrijeme izgrađena Transsibirска željeznička pruga i pčelari su preselili pčele iz europskog dijela Rusije u ovu regiju. U ovom dijelu Rusije prirodno je stanište *Apis cerana*, izvornog domaćina parazita *Varroa destructor*. Vjerojatno su to bile prve zajednice *A. mellifera* koje su došle u doticaj s ovim parazitom. Pretpostavlja se da su ove pčele razvile određenu razinu otpornosti na *V. destructor*.

Od 1994. godine losanđeleski laboratorij *USDA-ARS Honey Bee Breeding, Genetics and Physiology lab* provodi testiranja ovih zajednica. Prva testiranja provedena su u regiji Primorsky, a kasnije su matice dopremljene u SAD, gdje su testiranja nastavljena.

U neovisnom istraživanju u Njemačkoj potvrđena je veća tolerantnost ovih pčela na *V. destructor*, no istovremeno su druge odlike bile značajno slabije u usporedbi s pčelama iz Europe. Posebno se to odnosi na značajno niže prinose meda i jače izražen obrambeni nagon.

### **2.1.3 Zaštita i očuvanje izvornih pasmina pčela**

U Europi ne postoje pouzdani podaci o postojanju divljih (feralnih) zajednica medonosne pčele. Uslijed introgresije populacija kojima upravljaju pčelari u divlje populacije, medonosne pčele vjerojatno nisu samoodržive. Prijelaz patogena i parazita s udomaćenih na divlje populacije, osiromašivanje izvora hrane (povećanje površina pod monokulturama), nestajanje pogodnih staništa, širenje invazivnih stranih vrsta, pomanjkanje kontrole primjene sredstava za zaštitu bilja te drugi antropogeni učinci mogli su utjecati na nestajanje divljih populacija pčela.

Neke zajednice, koje se mogu naći slobodne u prirodi, npr. u šupljinama stabala, uglavnom su porijeklom iz zajednica u rukama pčelara i stoga se ne mogu smatrati divljima i ne mogu preživjeti da bi se reproducirale (rojile). Stoga nije vjerojatno da je u Europi opstala stvarna divlja subpopulacija pčela. Jednako je važno istaknuti da se pčele kojima upravljaju pčelari ne mogu smatrati divljima, jer su u mnogim regijama stotinama godina odabirane s ciljem da udovolje potrebama ljudi. Smatra se da većina zajednica nije samoodrživa jer su ovisne o postupcima zaštite protiv različitih bolesti. Posebno je ovaj problem izražen prelaskom nametnika *Varroa destructor* na medonosnu pčelu i širenjem unutar izvornih populacija pčela u Europi. Nastojanja pčelara da svim dostupnim sredstvima i postupcima zaštite pčelinje zajednice, omogućila su opstanak slabijih zajednica sklonih bolestima te usporila/onemogućila razvoj svojstava otpornosti pčela na nametnika i stvaranje uvjeta za njihovu koegzistenciju.

Nameće se neophodnost razumijevanja utjecaja različitih opasnosti za pčele na razni pojedinačne zajednice, posebice od nametnika *Varroa destructor* i pratećih patogena, siromašenja izvora hrane, primjene zaštitnih sredstava u poljoprivredi, te na razini populacija, imajući u vidu njihovu zemljopisnu rasprostranjenost i način razmnožavanja.

Jedan od bitnih elemenata u objašnjavanju razlika u preživljavanju mogu biti i genetska varijabilnost i vitalnost pčelinjih zajednica. Premda je poznavanje genetske i zemljopisne raznolikosti pčela značajno poraslo posljednjih desetljeća, prilagođenost pčela njihovom lokalnom okolišu nije značajnije istraživana (Meixner et al., 2013), sve do unatrag nekoliko godina (Costa i sur., 2012; Büchler i sur., 2014; Dražić i sur., 2014; Hatjina i sur., 2014). Posljedično, rezultati navedenih istraživanja potvrđili su bolju adaptiranost lokalnih populacija pčela okolišnim uvjetima (klima, paše, bolesti) te nametnuli potrebu zaštite i promocije lokalnih populacija pčela.

Na prostoru Hrvatske rasprostranjena je *Apis mellifera carnica* o čijoj su raznolikosti i postojanju ekotipova na našem prostoru pisali Ruttner (1988), Bubalo i sur. (1994) te Dražić i sur. (1998). Kasnija molekularna istraživanja (Munoz i sur., 2009) dodatno su potvrdila postojanje dviju subpopulacija pčela na području Jadrana (populacija sjevernog Jadrana, te populacija srednjeg i južnog Jadrana). Slijedeći smjernice drugih država koje su pokrenule (Italija: *A. m. sicula*, Slovenija: *A. m. carnica*, Švicarska, Njemačka, Skandinavske zemlje: *A. m. mellifera*, Makedonija: *A. m. macedonica*) ili pokreću (Malta: *A. m. ruttneri*) programe zaštite izvornih pasmina pčela, u Hrvatskoj bi se jednako trebala detaljnije istražiti i dokumentirati raznolikost medonosnih pčela te pokrenuti slični programi. Zaštitom lokalnih pčela na izvornom području ne štite se samo pčele, već se tim procesom pokreće zaštita prepoznatljivih izvora paše, te prepoznatljivost proizvoda.

## 3 Anatomija i fiziologija pčela

### 3.1 Kožni (integumentni) sustav

Kukci su najbrojniji i najuspješniji razred člankonožaca (*artropoda*), a karakterizira ih **vanjski skelet** ili kostur (*exoskelet*). Njihova su suprotnost kralježnjaci s unutarnjim skeletom koji omogućuje veću promjenu veličine organizma. Vanjski skelet ima prednosti kod malih životinja budući da stvara tvrdi oslonac za snažne mišiće i specijalizirane sustave za pojedine poslove. Eksoskelet ograničava veličinu kukca, tako da danas najveći poznati živući kukac ima 15 cm.

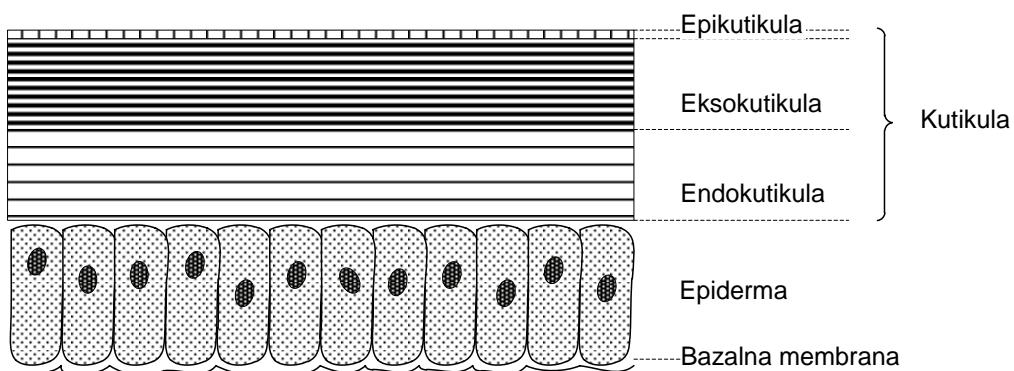
Koža je ektodermalnog podrijetla, na njezinu se poprečnom presjeku razlikuju tri sloja: kutikula (*cuticula*), epiderma (*epidermis*) i bazalna membrana (*membrana basilaris*) (Oštrec i Gotlin Čuljak, 2005).

Kutikula je površinski sloj kože, građen od nežive tvari, a izlučuje je epiderma. Osim što prekriva tijelo pčele, prekriva i neke dijelove unutarnjih organa, npr. prednje i stražnje crijevo te dišne cijevi. Kutikulu (Slika 20) izgrađuju tri sloja: epikutikula (*epicuticula*), eksokutikula (*exocuticula*) i endokutikula (*endocuticula*).

Epkutikula je vanjski sloj kože, debljine 0,03 do 4 mikrometra, bez strukture, izgrađena od kutikulina (lipoproteina bjelančevinaste prirode), polifenola, voštanih i masnih tvari. Otporna je na kemijske utjecaje i ima zaštitnu funkciju od ekstremnih utjecaja suše, vlage, temperature te regulira transpiraciju.

*Eksokutikula* je deblji sloj kutikule, tamne boje i jasne strukture. Građena je od hitina i različitih inkrustacija koje pojačavaju njezinu čvrstoću. Hitin je acetilglikozamin ( $C_8H_{13}O_5N$ ), vlaknaste strukture i mekane konzistencije vrlo sličan celulozi. Otporan je na djelovanje različitih kemikalija, ali nije otporan na djelovanje koncentriranih mineralnih kiselina. Raspoređen je u obliku hitinskih pločica između kojih se nalazi sklerotin. U tom dijelu kutikule nastaju dlake, čekinje i ljske (kod drugih kukaca) koje pokrivaju kutikulu. Taj dio kutikule naziva se i primarna kutikula.

Endokutikula je najdeblji, ali mehani i elastični sloj kutikule. Građena je od hitinskih pločica, koje su složene jedna preko druge, te od proteinske tvari artropodina, koji je sličan sericinu iz svile. Naziva se i sekundarna kutikula. Čvrstoća kutikule ne ovisi o količini hitina nego o količini artropodina i sklerotina.



Slika 20. Grada kutikule

Epiderma je jednoslojni epitel koji na površini izlučuje čvrstu kutikulu koja onemogućava rast kukaca. Stoga se rastom kutikula odbacuje, a epiderma potom stvara novu kutikulu. Kutikula na različitim djelovima tijela ima različite funkcije pa je i njezina debljina različita. U ličinki kukaca koje brzo rastu epiderma je deblja, a u odraslih oblika, koji ne rastu, vrlo je tanka (Oštrec i Gotlin Čuljak, 2005).

Bazalna membrana je membrana koja se nalazi ispod epiderme, a povezuje kožu s mišićima.

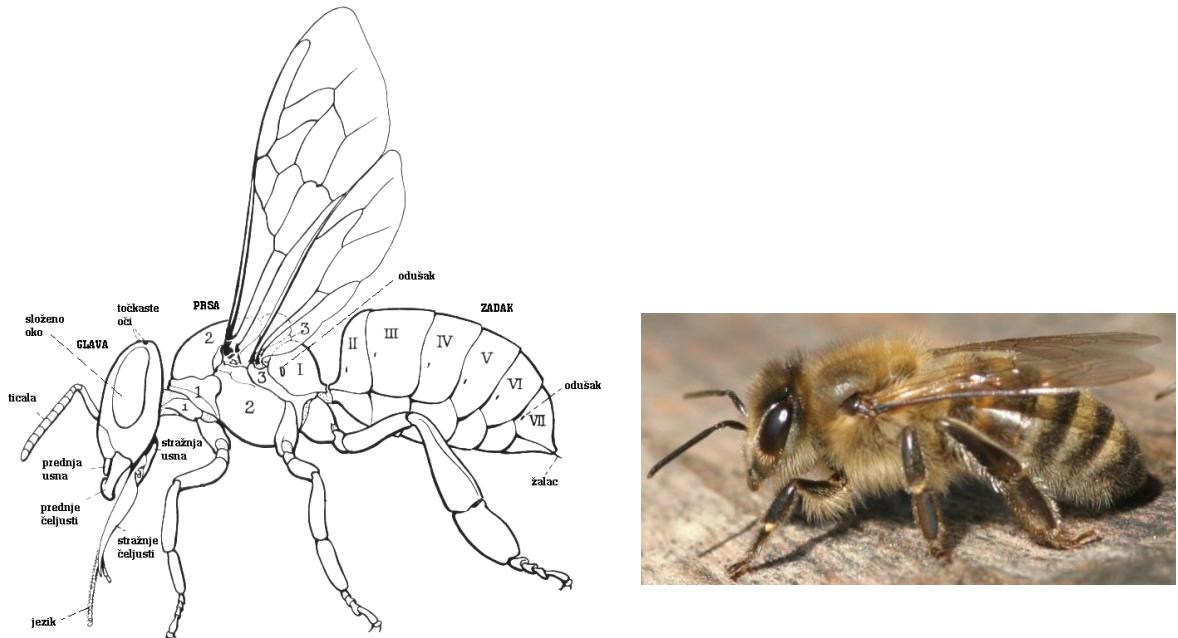
Tijekom svog razvoja, dok je još u stanici, pčela nekoliko puta mijenja vanjski sloj. Boja hitina je crna, no kod nekih pasmina su dijelovi tijela obojeni žuto ili narančasto, naročito prednji kolutići zatka.

Veći dio kože prekriven je finim gustim hitinskim dlačicama. Različitog su oblika i imaju važnu ulogu u skupljanju peluda. Pojedine dlačice služe kao osjetni organi za primanje vibracija zvuka ili dodira.



Slika 21. Dlačice na tijelu pčele (foto N. Kezić)

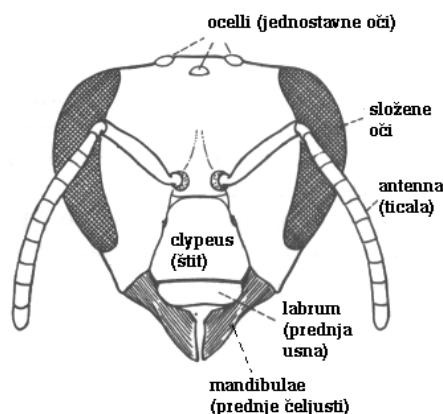
Tijelo pčele, kao i kod svih kukaca, bilateralno je simetrično i dubokim je usjecima jasno podijeljeno na tri dijela, **glavu** (*caput*), **prsište** (*thorax*) i **zadak** (*abdomen*). Kolutićavost je jasno izražena na zatku, djelomično na prsištu dok se kolutićavost glave potpuno izgubila. U glavu je preoblikovano 6 kolutića. Prsište i zadak izgrađeni su od 13 kolutića (segmenata). Kolutići su međusobno povezani tankom hitinskom intersegmentalnom membranom. Svaki se kolutić sastoji od dva dijela, **leđnog** (*tergit*) i **trbušnjog** (*sternit*) dijela, povezanih lateralnom (bočnom) membranom. Kolutići su poredani kao crijep na krovu tako da prednji prelazi preko stražnjeg kolutića, a gornji dio kolutića preko donjeg.



Slika 22. Građa tijela pčele (Snodgrass, 1910, foto N. Kezić)

### 3.1.1 Glava

Na **glavi** (*caput*) su smještena tri jednostavna i dva složena oka, ticala i usni ustroj za uzimanje suhe i tekuće hrane. Gledano sprijeda, glava je ravna i trokutasta te spljoštena od naprijed prema natrag, dok je sa zadnje strane konkavna. Pričvršćena je za trup tankim vratom. Glava je izgrađena od prvih šest kolutića, no kolutićavost se potpuno izgubila specijalizacijom pojedinih dijelova glave. Prvi kolutić je baza glave, a drugi i treći kolutić izgrađuju ticala. Tri preostala kolutića preoblikovana su u usni ustroj – rilce. U vanjskim kutovima glave nalaze se složene oči. Na gornjem rubu glave smještena su **tri jednostavna oka** (*ocelli*). **Ticala** (*antennae*) su smještena međusobno vrlo blizu, oko centralnog dijela čeonog šita. Na prednjoj strani glave se ističe **čeonji štit** (*clypeus*) na koji su vezana ticala, a ispod se nalazi usni ustroj. Na stražnjoj strani nalazi se **zatiljni otvor** (*foramen magnum*) kroz koji prolazi jednjak, dušnici, aorta, živci i odvodni kanal žlijezde slinovnice. Ispod otvora je prostrano **udubljenje** (*fossa proboscis*) u koje je složeno **rilce**, kad nije u funkciji. **Unutarnji skelet glave** (*tentorium*) sastoji se od dvije prečke, postrane od otvora prema šitu i poprečne, vidljive kroz zatiljni otvor.



Slika 23. Glava pčele (Snodgrass, 1910)

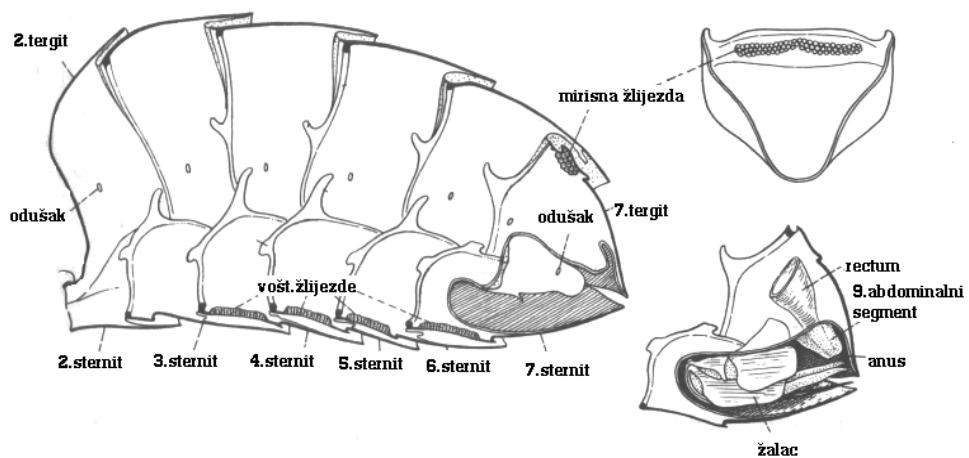
### 3.1.2 Prsište

**Prsište (thorax)** je srednji dio tijela pčele koji na sebi nosi krila i noge. Unutrašnjost je ispunjena mišićima lokomotornog sustava, glave i zatka. Prsište je građeno od 4 kolutića. Prva tri kolutića predstavljaju prednja prsa (*prothorax*), srednja prsa (*mezothorax*) i stražnja prsa (*metathorax*), a za razliku od drugih kukaca, kod pčela je prvi kolutić zatka (*propodeum*) vezan za prsište i predstavlja četvrti kolutić. Međusobna pokretljivost prsnih kolutića je ograničena. Prednja prsa nisu čvrsto srasla sa srednjima te su djelomično pokretna, dok su ostali kolutići potpuno srasli i čine cjelinu. Prednja su prsa preoblikovana u vrat kao tanka veza s glavom, a na zadnjem je dijelu vezan prvi par nogu. Srednja su prsa najveći dio prsišta i na njega su vezana prednja krila i drugi par nogu. Stražnja su prsa najuži dio i stješnjena su između srednjih prsiju i *propodeuma*, a na njih je vezan drugi par krila i treći par nogu. Četvrti prjni kolutić je velika zadnja ploča koja kod većine kukaca pripada zatku, te se i kod pčela broji kao prvi kolutić zatka.

### 3.1.3 Zadak

**Zadak (abdomen)** izgrađen je od devet kolutića, od kojih nisu svi vidljivi. Kod matice i radilice vidi se samo šest kolutića. Sedmi i osmi kolutić tvore dijelove žalačnog aparata, a deveti je uvučen i tvori analni prsten. Kod truta se vidi sedam kolutića, a dva nisu vidljiva. Osmi kolutić izgrađuje dio spolnog organa (*clasper*), a deveti kolutić analni sfinkter. Leđne ljskice znatno su veće od trbušnih, pa stoga i crta u kojoj se sastaju leži niže od iste crte na prsištu. Kolutići zatka su međusobno prilično jednaki, osim prvog kolutića, koji se u svojem prednjem dijelu produljuje sve do spojnog dijela prsišta i zatka.

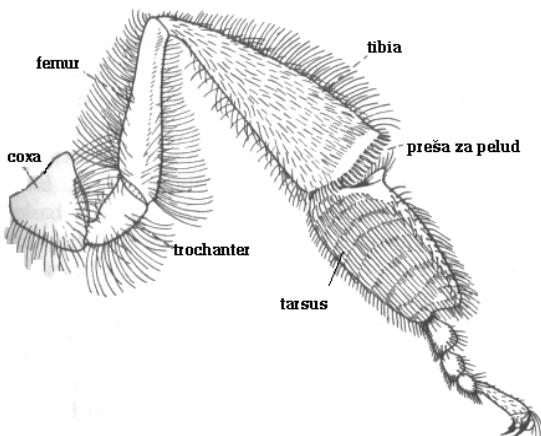
Zadak se prema kraju sužava, što pčeli omogućuje brzo letenje. Prednji rub svakog kolutića zadeblja je za prihvatanje snažnih mišića koji pokreću zadak kod disanja. Pokretljivost zatka, tj. mogućnost promjene volumena važna je kod disanja, skupljanja nektara te nakupljanja izmeta tijekom zime.



Slika 24. Zadak pčele (Snodgrass, 1910)

### 3.1.4 Noge

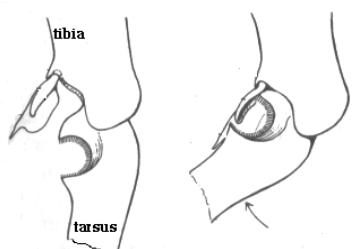
Pčela ima tri para nogu, koje su usađene na prvom, drugom i trećem kolutiću prsišta. Svaka se nogu drži prsa pomoću prvog članka – **kuka** (*coxa*). Na njega se nastavlja **bedreni valjak** (*trochanter*), a iza njih dolaze glavni dugi dijelovi noge: **bedro** (*femur*) i **goljenica** (*tibia*). Zatim slijede **5 članaka stopala** (*tarsus*), od kojih je prvi najveći. Stopalo završava čaporkastim člankom, na kojem se nalaze **2 zavinuta šiljasta čaporka** između kojih se nalazi **jastučić za prijanjanje** (*pulvillus*).



Slika 25. Grada nogu (Snodgrass, 1910)

Pokretljivost nogu u pojedinim je zglobovima mala i moguća je samo u jednom pravcu osim između bedrenog valjka i bedra. Snaga nogu razmjerno je velika, što se očituje kada se pčele objese u grozd jedna za drugu. Noge prije svega služe za hodanje, zatim za čišćenje tijela te za skupljanje i nošenje peluda i propolisa. Pčele drže ravnotežu tako da se oslone na prvu i zadnju nogu jedne strane i na srednju nogu druge strane. Za kretanje po glatkoj površini pčeli pomažu **jastučići**, dok se **čaporcima** služi po hrapavoj površini. Noge su dobro obrasle dlačicama.

**Prednje noge** su najmanje i smještene su odmah iza glave. Dlačice na unutarnjoj strani prostranog prvog i drugog članka stopala služe kao četka za čišćenje prašine, peluda i drugih stranih tvari s glave, složenih očiju i usnog ustroja. Na prednjim nogama razvijen je posebni organ za čišćenje ticala. Na gornjem dijelu prvog članka stopala u blizini zgloba s goljenicom postoji duboko polukružno udubljenje za čišćenje ticala, obrubljeno dlačicama, a na goljenici produžetak koji zatvara to udubljenje. U ispruženom stanju prednje noge udubljenje za čišćenje ticala je otvoreno, a nakon umetanja ticala u udubljenje i savijanjem zgloba zatvori se krug kroz koji pčela provuće ticalo prilikom čišćenja. Ovaj aparat prisutan je i kod radilica i matica i trutova.

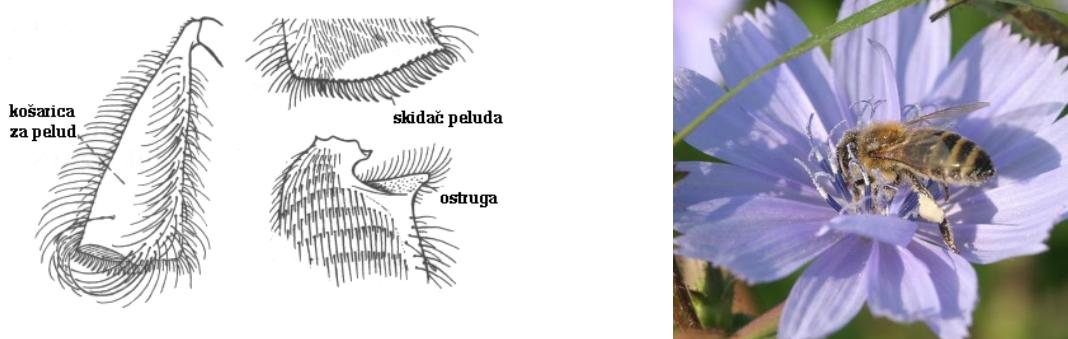


Slika 26. Aparat za čišćenje ticala (Snodgrass, 1910)

**Srednje noge** nemaju posebno specijaliziranu ulogu. Na unutrašnjoj strani nogu dlačice su poredane u nekoliko redova koje služe kao četke za čišćenje tijela i skupljanje peluda.

**Stražnje noge** su kod radilica vrlo specijalizirane, prilagođene su za skupljanje peluda i propolisa. Sličnu građu nogu imaju i neki drugi predstavnici opnokrilaca, npr. bumbari.

Goljenica stražnjeg para nogu s vanjske strane ima udubljenje obrubljeno vijencem dugih dlačica koje zovemo **košarica (corbicula)**. Pri dnu goljenice nalazi se red jakih dlačica, koje služe za skupljanje peluda – **peludni češalj**. Na prvom članku stopala sa stražnje strane se nalazi produžetak obrastao dlačicama – **ostruga**, kojom pčela utiskuje skupljeni pelud u košaricu.



**Slika 27. Košarica za pelud (Snodgrass, 1910; N. Kezić)**

### Skupljanje peluda

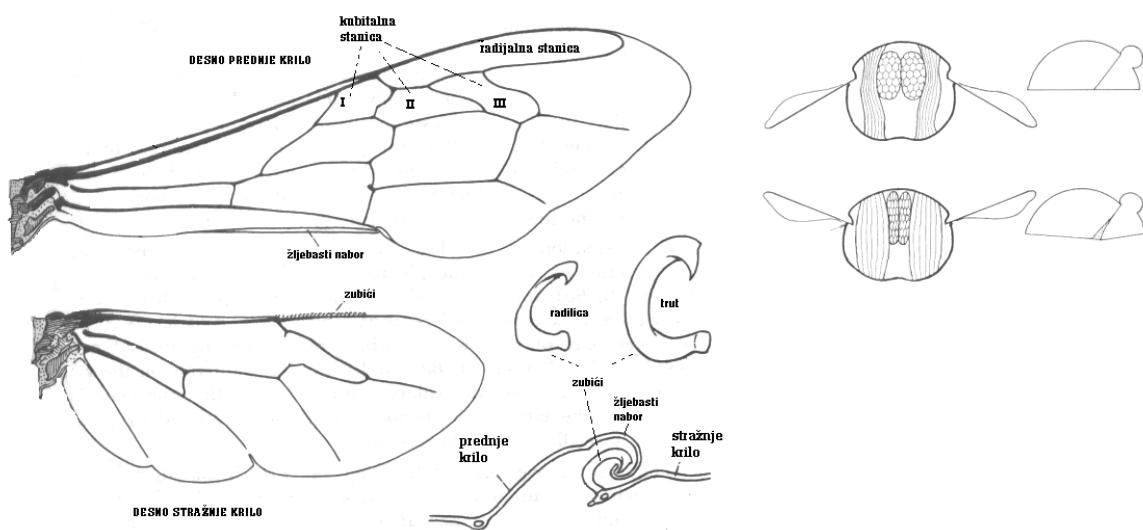
Posjećujući cvjetove skoro cijelo tijelo radilice biva zaprašeno peludom. Čisteći prednjim nogama rilce, radilica skuplja pelud, vlažeći ga medom ili nektarom i time ga čini ljepljivim. Ujedno čisti pelud s glave i prednjeg dijela prsišta. Radilica tada uzima zrak i lebdi, prebacujući pelud s prednjih na srednje noge, a sa srednjih na stražnje noge. Tako navlaženi pelud miješa se sa suhim peludom, koji se nalazi na peludnoj četki stražnje noge.

Sljedeći prijenos peluda, od unutrašnje strane peludne četke stražnje noge prema vanjskoj strani košarice suprotne noge, izgleda anatomski nemoguće, ali pčele su razvile domišljat mehanizam za njegov prijenos i skupljanje. On se odvija za vrijeme leta pčele, i to čine tako da taru jednu nogu o drugu.

Peludni češalj suprotne stražnje noge struže unutrašnju površinu peludne četke iz čega proizlazi prebacivanje peluda od peludne četke u ostrugu suprotne noge. Peludni češalj i zupci, koji se nalaze na ostruzi, sprečavaju ispadanje peludne mase s unutarnje strane goljenično-stopalne veze. Konačno, pelud koji se nakupio na ostruzi biva potisnut u košaricu, gdje se ljepljive grudice peluda sve više i više gomilaju. Zatim se peludni teret oblikuje srednjim nogama. Kad je radilica napunila košarice vraća se u košnicu, odstranjujući srednjim nogama pelud s košarice i smješta ga u stanicu, a zatim ga kućne pčele prednjim čeljustima i prednjim nogama dodatno utiskuju u stanicu.

### 3.1.5 Krila

Pčela ima **dva para krila** vezanih za spojnu opnu drugog i trećeg kolutića prsišta. Krila su ustvari spljoštene hitinske zračne vreće. Na sebi imaju crtasta zadebljanja (vene) koja služe za učvršćenje, a kroz njih prolaze dušnici, krv i živci. Prednje je krilo veće od stražnjeg. U mirnom su stanju krila postavljena uzduž tijela tako da prednje krilo pokriva stražnje. Na prednjem se rubu stražnjih krila nalazi red zubića koji se spajaju sa žljebom na stražnjem rubu prednjih krila i tako čine jedinstvenu plohu kada pčela leti. Za vrijeme leta pčela u jednoj sekundi napravi 200 pokreta i leti i do 40 km/h. Krila se kreću u okomitom pravcu i u pravcu prema naprijed i natrag tako da vrhovi krila za vrijeme leta opisuju osmicu. Krila pomiču dva parja mišića smještenih u prsištu. Mišići se ne hvataju izravno za krila nego za pomične dijelove skeleta u koji su krila učvršćena. Jedan par mišića ide u uzdužnom, a drugi u poprečnom smjeru. Trut ima duža krila (11,5 mm) od radilice (9,2 mm) i matice (9,5 mm).



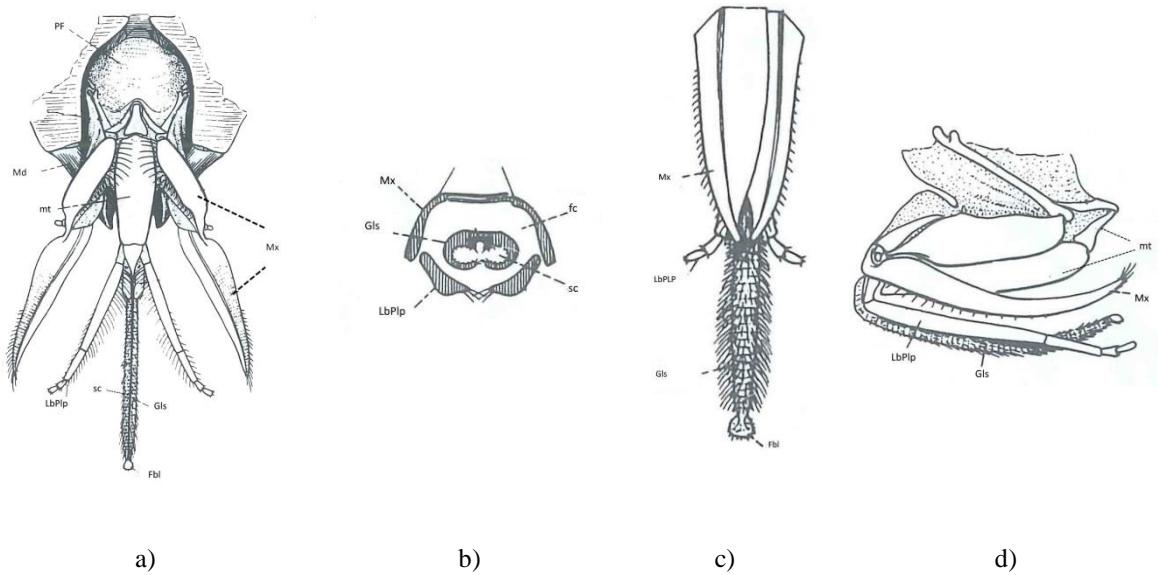
Slika 28. Građa i rad krila (Snodgrass, 1910)

## 3.2 Probavni sustav

Probavni sustav se sastoji od **usnog ustroja, žlijezda** koje su vezane s prednjim crijevom i **probavne cijevi**.

### 3.2.1 Usni ustroj

Probavni sustav počinje usnim ustrojem, a nalazi se na donjem dijelu glave i sastoji se od **prednje usne, prednje čeljusti i rilca**.



**Slika 29. Rilce radilice:** a) rastavljeno; b) presjek složenog rilca; c) ispruženo; d) složeno u udubljenu ispod glave (Snodgrass i Erickson, 2003) Fbl – žličica; fc – kanal za hranu; Gls – jezik; LbPlp – usna pipala; Md – čeljust; Mx - donja usna; PF- udubljenje rilca; mt – bradica; sc – kanal slinske žlijezde

**Prednja (gornja) usna (labrum)** je neparna, široka hitinska pločica koja se nastavlja na čeoni štit. Služi kao osnova ostalim dijelovima usnog ustroja. Sa svake strane prednje usne nalaze se prednje čeljusti.

**Prednje čeljusti (mandibulae)** su dvije hitinske pločice pokretne samo u jednom smjeru i liče na klijesta. Služe za uzimanje hrane, gnječenje voska te otvaranje voštanih poklopaca. Kod radilice je prednji završni dio ravan, a kod matice i truta je nazubljen i manji. Zato matica i trut prerežu voštani poklopac kada izlaze iz stanice, a radilica ga kida iz sredine komadić po komadić.



**Slika 30. Pčela uzima hranu (N. Kezić)**

**Rilce** (*proboscis*) je složiva cijev i sastoji se od **stražnje usne i stražnje čeljusti**. Služi za uzimanje tekuće hrane i vode.

**Stražnju (donju) usnu** (*labium*) izgrađuju trokutasti **podbradak** (*submentum*), duguljasta **bradica** (*mentum*), **jezik** (*glossa*) i dva **usna pipala** (*palpi labiales*).

**Stražnje (donje) čeljusti** (*maxillae*) su duguljaste, malo savijene, žljebasto udubljene, i na vrhu zašiljene hitinske tvorevine. Zajedno složene pokrivaju jezik s prednje strane.

**Jezik** je tanak i dugačak, počinje na donjem dijelu podbratka. Sastavljen je od kolutića koji omogućuju dobru pokretljivost. Jezik je pokriven dugim dlačicama koje prema kraju postaju sve gušće. Sasvim na kraju jezika nalazi se red osjetnih dlačica. Jezik završava udubljenjem koje se zove **žličica**. Sa zadnje strane, po čitavoj dužini jezika, nalazi se žljeb.

Oba **usna pipala** počinju na stražnjem dijelu korjena jezika i sastoje se od četiri članka, žljebasto su udubljena i kad se slože pokrivaju jezik sa stražnje strane.

**Rilce** je složiva cijev koju s prednje strane čine stražnje čeljusti, a sa stražnje strane usna pipala. Pojedini dijelovi priljubljeni su jedan do drugoga i čine cijev u kojoj se nalazi jezik. Pčela može ispružiti ali i uvući jezik preko ruba cijevi. Ovim pokretima nastaje vakum i pčela siše i najmanju količinu nektara. Kad je izvan funkcije, pčela sprema rilce u udubinu sa stražnje strane glave.

**Dužina rilca** vrlo je važno pasminsko svojstvo. Najdulje je kod kavkaske i kod sive pčele i kreće se između 6 i 7 mm. Ustanovljeno je da je duljina rilca ovisna o geografskoj širini; rilce se skraćuje od juga prema sjeveru. Kod matice i truta rilce je znatno kraće i kod truta iznosi 4 mm, a kod matice 3,5 mm. Dužina rilca mjeri se izravno i neizravno. Češće se koristi neizravna metoda pomoću rilomjera, a najpoznatija je **Kernova** metoda. Male cijevčice dužine 2 cm i promjera 2 mm napunjene sa slatkom tekućinom, ostavljaju se u košnici 12 ili 24 h. Mikrometrom se mjeri udaljenost od vrha i pokazuje do koje dubine cjevčica dopiru rilca. Podaci se odnose na pčele sa najdužim rilcem u košnici, ali ne kazuju prosječnu dužinu. Točne podatke moguće je dobiti jedino izravno, mjerenjem pod mikroskopom svih dijelova rilca (podbradak, bradica i jezik).

Otvor usta okružen je prednjom usnom, prednjom čeljusti i rilcem. Iza otvora usnog ustroja nalazi se **usna šupljina** (*cibarium*). Usna se šupljina nastavlja bez jasnog prijelaza u **ždrijelo** (*pharynx*). Jaki mišići vezani su za unutarnju stranu prednje čeljusti s jedne strane i za gornju stijenkiju usne šupljine. Kada se kontrahiraju, izazivaju proširenje usne šupljine, dok drugi mišići komprimiraju usnu šupljinu. Akcije ovih mišića omogućuju rad usne šupljine kao pumpe koja pomaže usisavati tekuću hranu kroz rilce. Na dnu usne šupljine nalazi se **podjezična ploča** čiji je prednji kraj savijen prema dolje. Pokraj ovog dijela su dva otvora izlaznih kanala **mlječne žlijezde**. Od podjezične ploče sa svake strane pruža se tanka potporna traka koja podupire usni ustroj i služi kao hvatište za mišiće. U gornjem se dijelu ždrijela izljevaju otvori žlijezda slinovnica (tjemene i prsne žlijezde). Za vrijeme uzimanja hrane, u usnu se šupljinu radom okolnih mišića ubrizgava slina.

### 3.2.2 Žljezde vezane za prednje crijevo

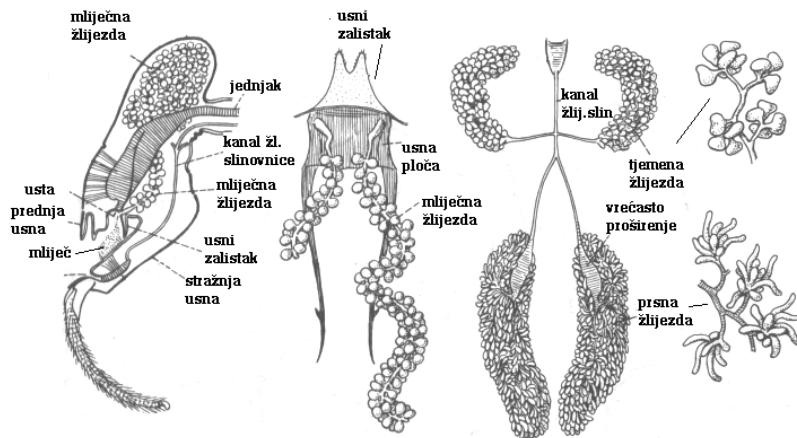
U probavnu cijev u glavi ulijevaju se tri žljezde:

**prednjočeljusna žljezda** (*glandula mandibularis*),  
**mliječna ili podždrijelna žljezda** (*glandula hypopharingealis*), i  
**žljezda slinovnica** (*glandula labialis*) koja se sastoji od  
**prsne žljezde** (*glandula thoracalis*) i  
**tjemene žljezde** (*glandula occipitalis*).

**Prednjočeljusna žljezda** leži na bazi prednjih čeljusti, ima oblik dvodjelne vreće na čijem su rubu smještene žljezdane stanice. Najrazvijenija je kod matica i tek izašlih radilica. Kod starijih radilica je zakržljala ali ostaje u funkciji. Izvodni kanal načazi se u blizini prednjih čeljusti. Izlučuje kiselkasti sekret koji ulazi u usta. Sekret otapa vosak, propolis, kožicu peludnih zrnaca te kokon. Pretpostavlja se da taj sekret ima izvjesnu ulogu u probavi, gradnji saća, stvaranju propolisa i vlaženju usnog ustroja. Ova žljezda u matice stvara matični feromon (mješavina hlapivih spojeva od kojih su najznačajniji 9-keto-2-dekaenoična kiselina (**9-ODA**), 9-hidroksi-2-dekaenoična kiselina (**9-HDA**), metil p-hidroksi-benzoat (HOB), 4-hidroksi-3-metoksifeniletanol (HVA) te još niz drugih spojeva). Taj feromon s matice preuzimaju radilice i raznose po košnici i dok on postoji, pčelinja zajednica skladno funkcioniра.

**Mliječna ili podždrijelna žljezda** je parna žljezda koja luči sekret **matičnu mliječ**. Razvijena je samo kod pčela radilica u dobi od 6 do 10 dana. U kasnu jesen, prilikom stvaranja klupka, pčele koje su se zatekle s aktivnom žljezdom u proljeće mogu nastaviti hraniti leglo i u dobi od nekoliko mjeseci. Mliječna je žljezda smještena u prednjem gornjem dijelu glave. Oko parnog odvodnog kanala nalaze se okruglaste žljezdane stanice u grozdastim nakupinama. Dužina ogranka žljezde iznosi oko 14 mm. Ogranci imaju mnogo zavoja kraj mozga i izljevaju se u stražnjoj stijenci jednjaka odmah pokraj usta.

Matična mliječ sadržava znatne količine bjelančevina, šećera i masti, vitamina B1 (tiamin), pantotenske kiseline, te vitamin E. Pčele radilice s mliječi hrane ličinke, maticu i trutove. Sve su ličinke hranjene matičnom mliječi prva dva-tri dana, za razliku od ličinki matica koje su cijelo vrijeme hranjene matičnom mliječi. Winston (1987) navodi da podždrijelna žljezda nakon prestanka lučenja matične mliječi nastavlja izlučivati enzime za razgradnju polisaharida, prije svega invertazu.



Slika 31. Žljezde vezane uz probavni trakt (Snodgrass i Erickson, 2003)

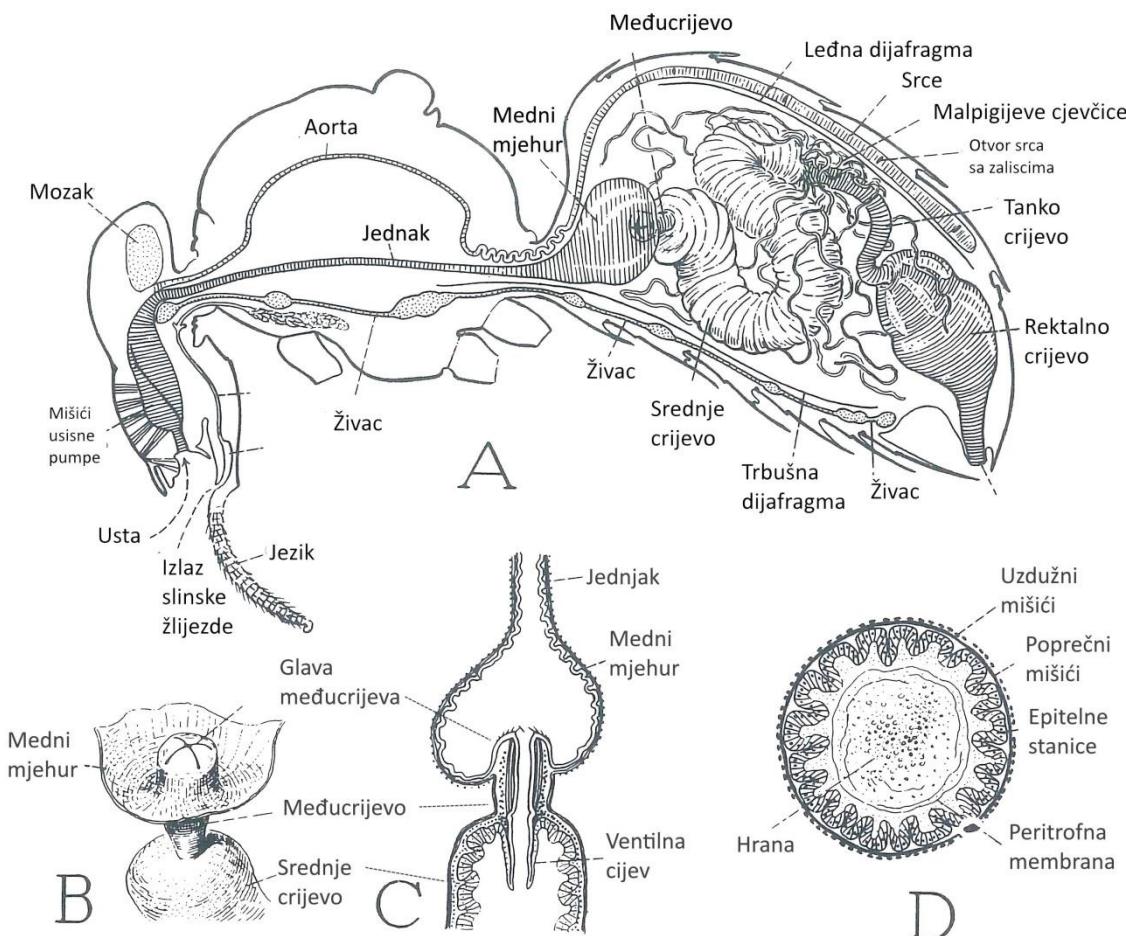
**Žljezda slinovnica** (*glandula labialis*) sastoji se od **prsne** (*glandula thoracalis*) i **tjemene žljezde** (*glandula occipitalis*).

**Prsna žljezda** sastoji se od **grozdaste** nakupine žljezdanih stanica smještenih ispod jednjaka i sa strane prednjeg dijela jednjaka. Odvodni kanali skupljaju se u vrećastom proširenju. Zajednički odvod koji prelazi u glavu spaja se s odvodnim kanalom **tjemene žljezde** i ulijeva u ždrijelo u prednjoj strani korijena jezika. Odvodni kanali imaju spiralna zadebljanja koja drže lumen uvijek otvoren (po građi nalikuju na dušnike).

**Tjemena žljezda** sastoji se od **žljezdaste** nakupine i razvijena je već kod ličinki, te luči predivo za kukuljicu (kokon). U odraslih je pčela njezin sekret sastavni dio sline, koja se mijешa s hranom prilikom gutanja. Sekret tjemene žljezde ima ključnu ulogu u prijelazu radilica s kućnih poslova na skupljačku aktivnost. Ujedno podmazuje usni ustroj i sudjeluje kod oblikovanja voska pri gradnji saća. Sekret **prsne žljezde** slabo je alkaličan i ima važnu ulogu kod probave hrane jer sadrži enzime koji razgradnju šećere. Ovi enzimi sudjeluju u razgradnji polisaharida u monosaharide, tj. u pretvorbi nektara u med.

### 3.2.3 Probavna cijev

**Probavna cijev** (*tubus alimentaris*) dijeli se na **prednje** (*stomodeum*), **srednje** (*mesenteron, ventriculus*) i **stražnje crijevo** (*proctodeum*). Počinje usnim ustrojem na donjem dijelu glave, prolazi glavom, prsištem i zatkom i na kraju završava analnim otvorom. Kod truta je duga 47 mm, kod matice 39 mm, a kod radilice 35 mm.



Slika 32. Grada probavnog sustava pčele (Snodgrass i Erickson, 2003). A) Uzdužni presjek tijela pčele, B) Unutrašnji završetak mednog mjehura i glava međucrijeva, C) Uzdužni presjek mednog mjehura, međucrijeva i početak srednjeg crijeva, D) poprečni presjek srednjeg crijeva

**Prednje crijevo** sastoji se od **ždrijela** (*pharynx*), **jednjaka** (*oesophagus*) i **mednog mjehura** (*ingluvies*).

**Ždrijelo** (*pharynx*) je široka spljoštena cijev koja počinje iza usnog ustroja, ide paralelno s prednjom stijenkom glave i prelaskom u prsište bez jasne granice prelazi u jednjak.

**Jednjak** (*oesophagus*) je jednako široka, uzdužno naborana cijev. Prolazi sredinom donjeg dijela prsišta i nakon prelaska u zadak proširuje se u medni mjehur. Stijenka je presvućena hitinskim slojem, koji obuhvaća jaki unutarnji uzdužni i vanjski poprečni sloj mišića. Jaka mišićna stijenka pokreće hranu duž jednjaka pokretima sličnim peristaltičkom valu u jednom ili drugom smjeru.

**Medni mjehur** (*ingluvies*) je vrećasto proširenje jednjaka. Najrazvijeniji je kod radilica, no prisutan je i kod matica i trutova. Naslanja se na prednju stijenu zatka, a lijevo i desno od njega nalaze se zračne vreće. Sa srednjim crijevom povezan je međucrijevom. Uzdužno je jako naboran. Iznutra je pokriven s tankim hitinskim slojem, ispod kojeg se nalazi jednoredni epitel, bazalna membrana i dva sloja uzdužnih i poprečnih mišićnih vlakana.

Medni mjehur može primiti 50 do 70 mm<sup>3</sup> nektara, mase i do 90 mg, što prelazi masu i same pčele. Za kilogram nektara pčele moraju obaviti od 12.000 do 24.000 letova, a za kilogram meda mnogo više. Tekuća hrana u mjehuru ne mijenja konzistenciju. Prednje crijevo kao cjelina ima funkciju privremenog spremišta tekuće hrane.

Nakon što pčele skupe nektar ili medljiku u prirodi, unose je u košnicu, zatim je antiperistaltičkim gibanjem jednjaka i mednog mjehura izbacuju na rilce i predaju drugim pčelama na rilce, koje ga unose u stanice saća. Tada ga zovemo nezreli med, nakon čega ga pčele prenose nekoliko puta iz stanice u stanicu, sve dok ne postane zreli med.

Reakcija mednog mjehura je kisela. Medni mjehur ne vrši sekretornu funkciju. Hrana se prilikom gutanja i vraćanja miješa sa sekretom podždrijelnih žlijezda i tako ugrađuje neophodne enzime potrebne za pretvorbu nektara u med. Dio tekuće i krute hrane, koji je potreban pčelama za uzdržavanje vlastita tijela, propušta se iz mednog mjehura dalje u srednje crijevo. Utrošak je veći što je dulji put koji pčela mora prijeći. Prema istraživanjima Frischa, pčele na putu duljem od 3 km utroše veći dio skupljenog nektara.

Sa srednjim crijevom medni je mjehur vezan **međucrijevom**, stražnjim dijelom prednjeg crijeva.

**Međucrijivo** (*proventriculus*) dugo je 2 mm i sastoji se od glave, vrata i ventilne cijevi. Glava se nalazi unutar mednog mjehura, a ventilna cijev unutar srednjeg crijeva. Glava se sastoji od 4 trokutaste usne, a građena je od poprečnih i uzdužnih mišića. Epitel, kojim je glava obložena, s vanjske strane glave jednak je epitelu mednog mjehura, a s unutarnje strane sastoji se od visokocilindričnih stanica s jakim površinskim hitinskim slojem. Unutarnja strana zalistaka prekrivena je finim dlačicama koje vrše filtraciju nektara tako da iz njega izdvajaju peludna zrnca, a nektar se vraća u šupljinu mednog mjehura. Kad se nakupi dovoljna količina peludnih zrnaca, ona bivaju potisнутa u lumen srednjeg crijeva. Ventilna se cijev sastoji od vanjskog i unutrašnjeg epitelnog sloja s nešto mišića i vezivnog tkiva. Usnama glave međucrijeva zahvaća se hrana i otprema u srednje crijevo. Ako sadržaj nije namijenjen za ishranu pčele, onda je glava stisnuta i ne propušta ga u srednje crijevo. Istovremeno, ventilna cijev sprječava povrat sadržaja iz srednjeg crijeva u medni mjehur.

**Srednje crijevo** (*mesenteron, ventriculus*) najveći je dio probavnog sustava pčela. Leži u šupljini zatka i pravi jedan zavoj udesno. Ima valjkast oblik, poprečno je naboran i savijen u obliku slova „S“ tako da je zadnji dio okrenut prema gore i desno. U njemu se odvija probava. Kod radilice je dugo 10-12 mm, kod matice 13 mm, a kod truta 19 mm.

Stijenka srednjeg crijeva građena je od uzdužnog i poprečnog mišićnog sloja. Idući prema lumenu nalazi se vezivno-tkivna bazalna membrana na kojoj su cilindrične epitelne stanice. Epitel je jako naboran, a u dubinama nabora leže skupine stanica koje imaju mogućnost regeneracije. Epitelne stanice vrše važnu probavnu funkciju. U stanju mirovanja epitel je prekriven poprečno prugastim slojem *rabdorium* koji nastaje preobrazbom najgornjeg plazmatskog sloja. Zbog stalne sekrecije, sloj se odljepljuje i preobražava u peritrofni (propusni) membranu koja poput cijevi obavija hranu u kojoj se odvija probava. Kroz membranu u jednom smjeru prolaze probavni enzimi, a u drugom smjeru propušta hranjive tvari. Peristaltikom se neprobavljeni dijelovi hrane pomiču prema tankom crijevu, većinom su to neprobavljene ljske peluda. Također, stariji unutarnji dijelovi peritrofne membrane putuju prema tankom crijevu, tu se otkidaju i bivaju izlučeni s ostalim izmetom. Srednje crijevo završava sfinkterom s hitinskim zubićima okrenutim prema natrag. Reakcija crijevnog sadržaja je alkalična.

**Stražnje crijevo** (*proctodeum*) prije svega ima odvodnu funkciju i sastoji se od: **tankog crijeva** (*ileum*), **Malpighijevih cjevčica** i **rektuma** (*rectum*).

**Tanko crijevo (ileum)** je zavijena tanka uzdužno naborana cijev. Epitelne su stanice prekrivene hitinskim slojem sa zubićima okrenutim prema natrag. U sadržaju tankog crijeva ima manje vode nego u sadržaju srednjeg crijeva te većinom sadrži ljušćice probavljenog peluda i nešto smećaste sluzi slične onoj u srednjem crijevu.

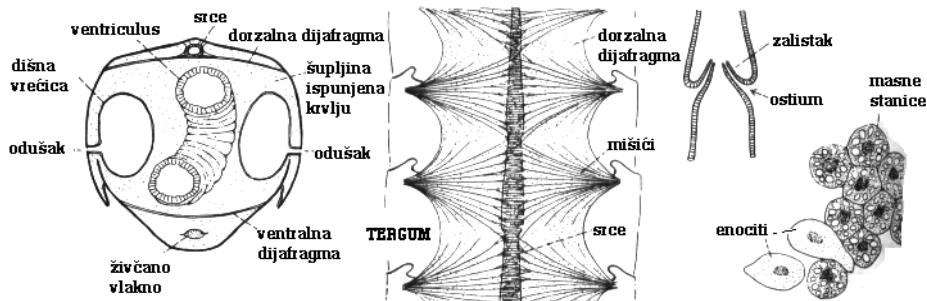
Na početku tankog crijeva ulijeva se oko 100-150 **Malpighijevih cijevčica** dugih 20 mm. To su posve uske cijevi (unutarnja širina je 30-35 µm), koje na jednom kraju završavaju slijepo. Slobodni kraj se širi po unutrašnjosti zatka. Malpighijeve cijevčice imaju ekskretornu funkciju sličnu bubrežima viših životinja. Stijenka se sastoji od peritonealne opne s mišićnim fibrilima, zatim od vezivno-tkivne bazalne membrane, a prema lumenu od jednoslojnog epitelja. U lumenu se mogu naći produkti izmjene tvari i različite soli: urati, fosfati, kalcijev oksalat, karbonati i dr. Ekskretorni produkti ulaze u tanko crijevo i zajedno s ostalim izmetom bivaju izbačeni iz tijela.

Stijenka **rektuma (rectum)** uzdužno je naborana i elastična tako da se prema potrebi može znatno proširiti. Završava u visini 7. kolutića iznad žalčanog aparata. Na prednjem dijelu stijenke rektuma nalazi se **6 rektalnih žlijezda** koje luče enzime oksidaze, koji sprječavaju truljenje sadržaja u rektumu. Snodgrass (1910) rektalnim žlijezdama pripisuje i resorpciju vode, prema sličnosti funkcije ovih žlijezda kod drugih kukaca koji ne zimu u socijalnim zajednicama. Sadržaj je smed i tekuć.

Pčela **defecira** samo za vrijeme leta. Zimi izmet zadržava u rektumu. Prvi topli dan (iznad 12 °C, a ponekad već i iznad 8 °C za sunčanog vremena) pčela koristi za pročisni let. Za jakih i dugih zima, kada pčele dugo vremena ne mogu izlijetati iz košnice, a u rektumu se nakupe velike količine izmeta, dolazi do nemira i pokušaja izlaženja iz klupka pa i do defeciranja u košnici po okvirima.

### 3.3 Srce i krvotok

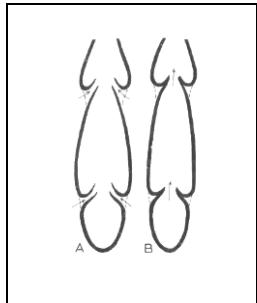
Pčele imaju jednostavan optjecajni sustav (krvotok). Glavni dio krvotoka je leđna žila na kojoj se razlikuje prednji uži dio – aorta i širi, stražnji dio – srce. Kretanje krvi (hemolimfe) u tijelu pčela nije strogo ograničeno jer krv nakon izlaska iz aorte slobodno oplakuje organe (krvotok je otvoren). Cirkuliranje krvi osiguravaju srce i aorta te vibriranje membrana.



Slika 33. Građa srca (Snodgrass, 1910)

**Srce (cor)** je dugačka, cilindrična cijev koja straga završava slijepo, a podijeljena je u pet komorica. Na granici komorica nalaze se sa strane po dva otvora (*ostium*) sa zalistcima, koji se otvaraju prema unutra i zatvaraju prolaze između pojedinih komorica.

Širenjem komorica srca, radom srčanih mišića, kroz otvore se krv usisava u komorice, koje se zatim stisnu zatvaranjem otvora, a usisana se krv tjeranje u prednju komoricu. Zalisci ne dopuštaju da se krv vraća natrag. Taj ritmički rad srca počinje u zadnjoj srčanoj komorici i prelazi postupno na onu sprjeda te se na taj način krv potiskuje naprijed u aortu.



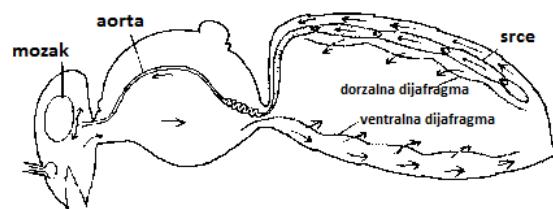
**Slika 34. A – srce se širi, ostije su otvorene, krv ulazi, B – srce se kontrahira, ostije su zatvorene, krv tjerana naprijed (Snodgrass, 1910)**

Srce je s gornje strane pričvršćeno vezivno-tkivnom pregradom, a bočno tankom membranom zvanom **perikardijalni septum** ili **dorzalna dijafragma**. Dijafragma je razapeta u gornjem dijelu trbušne šupljine na prednje rubove tergita. Sastoji se od vezivno-tkivne opne i mišićnih vlakana. Bočni rubovi su slobodni, osim na hvalištima za skelet te kroz ove otvore krv prolazi u perikardijalnu šupljinu.

U donjem dijelu, iznad živčanog sustava, nalazi se slična pregrada, **perineuralni septum** ili **ventralna dijafragma**. Ova se dijafragma proteže od stražnjih prsiju do sedmog kolutića zatka, a usmjerava krv prema stražnjem dijelu zatka. Bogatijsa je mišićnim vlaknima.

**Aorta** se nastavlja na srce. Na prijelazu iz zatka u šupljinu prsišta čini brojne zavoje, koji su bogato okruženi bronhiolama. Kroz šupljinu prsišta prolazi iznad jednjaka i završava slobodno u glavi u visini mozga.

Izlaskom iz aorte u području glave krv slobodno oplakuje sve organe u glavi donoseći dovoljno hrane za proizvodnju matične mlijeci i rad osjetilnih organa. Prelaskom u prsnu šupljinu snabdjeva hranom mišiće lokomotornog sustava, a istovremeno odnosi produkte metabolizma. Krv jednako tako cirkulira i kroz antene, noge i ožilje krila. Daljnji tok krvi prema zatku potpomognut je pulsiranjem donje, ventralne dijafragme.



**Slika 35. Krvotok (Snodgrass, 1910)**

Unutar zatka cirkulacija je prema gore potpomognuta pulsiranjem gornje, dorzalne dijafragme. Na ovom dijelu puta krv se oslobođi produkata metabolizma, a zatim obogati novim količinama hranjivih tvari. Prelaskom u perikardijalni septum krv biva usisana u srce i pokrenuta u novi krug.

### 3.3.1 Krv (hemolimfa)

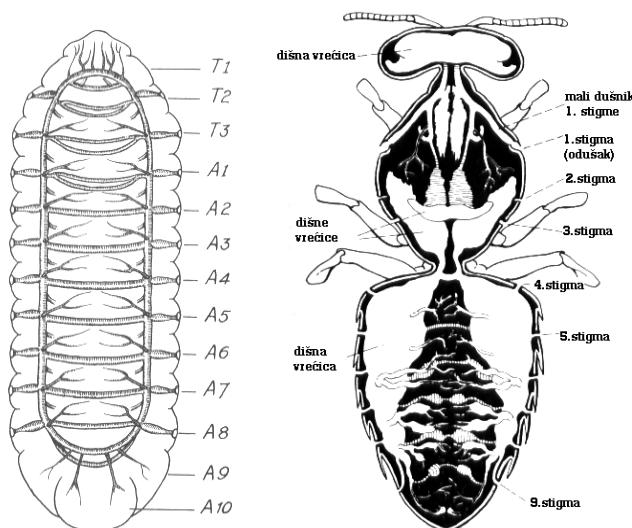
Krv pčele je bistra, bezbojna ili slabo žućkasta tekućina (**hemolimfa**), u kojoj se nalaze krvne stanice (**hemociti**), za koje se smatra da imaju istu funkciju kao leukociti viših životinja. Krv ima važnu ulogu u transportu tvari. Resorbirane hranjive tvari prelaze iz probavnih organa u krv, a zatim bivaju raznesene u druge organe. Višak hranjivih tvari (glikogen, mast) skuplja se u masno-bjelančevinastom tijelu pčela. Proizvodi metabolizma izlučuju se pomoću **Malpighijevih cjevčica**, koje ih odvode u tanko crijevo, gdje s neprobavljivim sadržajem izlaze iz tijela pčele.

## 3.4 Dišni sustav

Sve višestanične životinje susreću se sa zahtjevima kako podmiriti organe kisikom i kako iz organa odstraniti ugljični dioksid. Kukci mekanoga tijela i neke ličinke jednostavno vrše izmjenu kisika preko kože. Međutim, većina kukaca, među kojima su i pčele, imaju debelu i tvrdnu kožu tako da su prisiljeni razviti razgranati sustav dušnika.

Pčele imaju **izravni oblik disanja**, u kojem zrak (kisik) ulazi preko sustava dušnika (traheja i traheola) i zračnih vreća izravno do svakog dijela tijela pčele. Najfinije grane bronhiola dospijevaju do svake stanice tijela i tkiva. Stanice primaju kisik izravno bez posredovanja. Krv jedino resorbira onoliko kisika koliko je neophodno za vlastite potrebe.

Dišni je sustav jasno vidljiv već kod ličinke, te isti raspored ostaje i kod odrasle pčele, sa znatnjim promjenama na glavi i prsištu.



a) Ličinka

b) Odrasla pčela

Slika 36. Dišni sustav ličinke i odrasle pčele (Snodgrass, 1910)

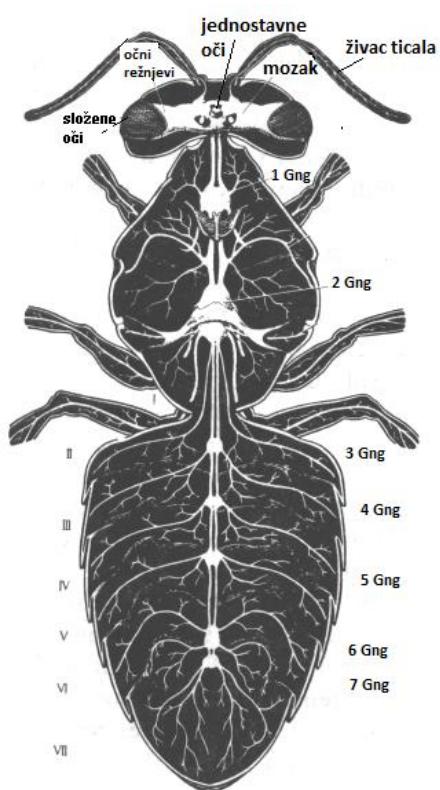
Dišni sustav pčela dobro je razvijen, i sastoje se od sustava **dušnika – traheja** raširenih po čitavom tijelu. Najveći dio sustava čine **dišne vreće** koje su u biti jako prošireni dušnici. S vanjskim je prostorom vezan pomoću 10 pari dišnih otvora **odušaka – stigma**. Odušci su mali otvori na hitinskom oklopu, okruženi dlačicama. Nalaze se sa

strane na tijelu (Slika 36 b). Tri su na prsištu, a sedam na zatku. Prvi par je nešto veći, a smješten je ispred i ispod prednjih krila i prekriven je hitinskim jezičkom. Ostali otvori nešto su manji. Iza oduška je malo predvorje prekriveno dlačicama, a nakon aparata za zatvaranje nastavlja se tanki i kratki dušnik koji ulazi u glavni postrani dušnik. Aparat za zatvaranje sastoji se od dvije hitinske pločice povezane mišićima. Prvi par dušnika je najveći i dijeli se na više ogranaka – jedan ogranač ulazi u dišnu vreću glave, a drugi u dišnu vreću prsišta. Opskrbljuje kisikom mišiće krila, glavu i prvi par nogu. Ostali dušnici vezani su za glavni parni dušni vod. U glavi, prsištu i zatku proširuju se u dišne vreće smještene postrance od probavne cijevi. Dalje se granaju u sve dijelove tijela, a najsitnije **dušničke kapilare** (*tracheolae*) ulaze u strukturu organa gdje završavaju slijepo. Mnogobrojne male i velike zračne vreće odvajaju se od glavnih postranih dišnih vreća. Dišne vreće ispunjene zrakom olakšavaju pčelama let. Ako su dišne vreće prazne, trut ne može oploditi maticu, niti radilica može izbaciti žalac.

Na bazalnoj membrani stijenke zračne vreće nalazi se red plosnatih epitelnih stanica prekrivenih hitinskom intimom. U dušnicima je hitinska intima spiralno naborana dok u zračnim vrećama i traheolama nema spiralnog nabora. Dišni pokreti kod pčele ograničeni su na zadak, produžavanjem i skraćivanjem zatka, ali postoji i dorzoventralno disanje. Mehanizam disanja nije posve poznat. Zatvaranjem dušnika i stezanjem mišića pune se dišne kapilare. Broj udisaja u mirnom stanju je 100, a za vrijeme rada i do 200 u minuti. U transportu kisika između dušničkih kapilara i stanica tkiva sudjeluje međustanična tekućina. Kada se aktivnost pčela smanji, tj. kad se smanje potrebe za kisikom, u kapilarama se počne nagomilavati tekućina i obogaćivati kisikom. Ugljični dioksid proizведен u stanicama ne može biti izravno vraćen u traheole, on biva većinom otopljen u krvi i izbačen difuzijom u dušnike ili na mekanim dijelovima kože.

Proizvod metabolizma je također i toplina, kao i kod drugih životinja. Temperatura tijela raste ovisno o mišićnoj aktivnosti. Kukci nemaju mogućnosti zadržavanja topline unutar tijela, te se toplina odmah širi u okolinu zračenjem. Pčele podižu temperaturu u košnici pokretanjem mišića u prsištu.

### 3.5 Živčani sustav



**Živčani sustav** sastoji se od međusobno vezanih živčanih čvorova, *ganglionia*, od kojih se dva nalaze u glavi, dva u prsima i pet u zatku. Svaki čvor predstavlja par međusobno spojenih čvorića. **Gornji ganglij glave** najjače je razvijen, te zapravo predstavlja mozak pčele. Leži u gornjem dijelu glave između složenih očiju, iznad jednjaka. Od njegovog središnjeg dijela, *protocerebrum*, na svaku stranu nastavljaju se **očni režnjevi** (*lobi optici*), koji se spajaju sa složenim očima. Na prednjoj strani središnjeg dijela mozga nalaze se **mirisni režnjevi** (*lobi olfactorici*), iz kojih izlaze živci ticala. Na gornjem središnjem dijelu nalaze se dvije izbočine, tzv. **gljivičasta tijela** (*corpora pedunculata*), koja se smatraju najvažnijim dijelom i imaju funkciju pravog mozga.

**Donji ganglij glave**, koji leži ispod jednjaka, vezan je s gornjim pomoću živčanih niti, koje prolaze sa obje strane jednjaka.

Iz ganglija izlaze živci, koji vode u sve organe tijela.

Pčela ima i simpatički živčani sustav, koji je naročito razvijen u glavi oko jednjaka, a utječe na rad unutarnjih organa.

Slika 37. Živčani sustav (Snodgrass, 1910)

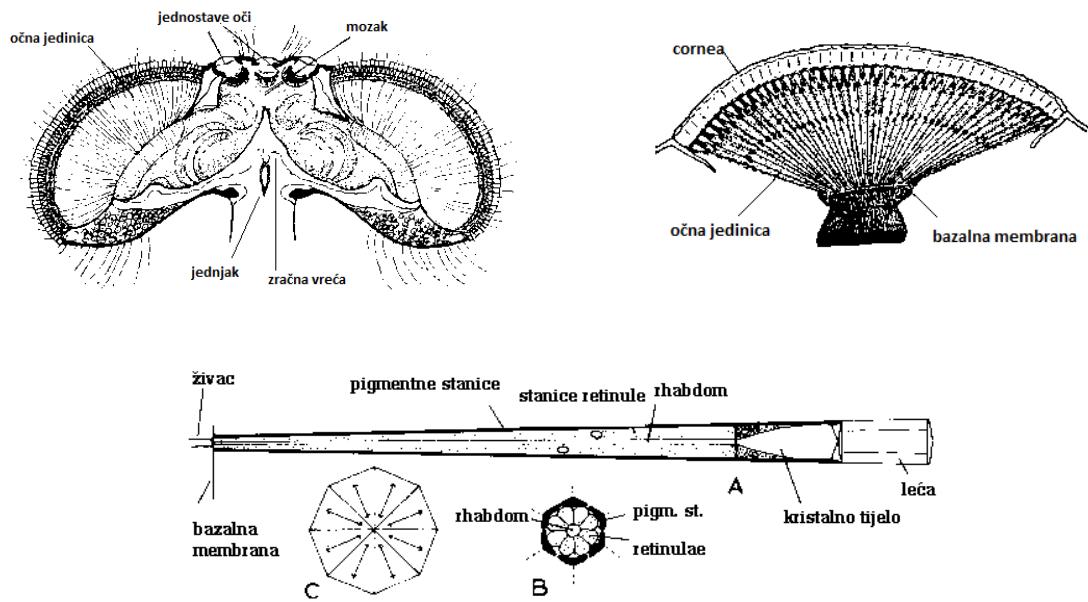
#### 3.5.1 Vid

Pčela ima 3 mala točkasta i 2 velika složena oka. **Točkaste oči** posve su malene i jednostavne, te su u svojoj biti građene slično kao oči ljudi i viših životinja, ali nisu pomične. Sastoje se od leće iznad sloja vrlo jednostavnih, izduženih retinalnih stanica povezanih sa živčanim vlaknom. Pretpostavlja se da je njihova uloga u detektiranju intenziteta svjetla koje pada na leću.

**Složene oči** su znatno veće, duguljaste, nepomične, smještene na postranim dijelovima glave. One se po svojoj građi i funkciji znatno razlikuju od očiju ljudi. Sastavljene su od nekoliko tisuća malih dijelova, koji svaki za sebe predstavlja posebno oko.

Rožnica se složenog oka sastoji od pravilnih šesterokutnih hitinskih pločica (*faceta*), pa se složene oči nazivaju i **facetnim očima**. Na rubovima faceta nalaze se sitne dlačice.

Broj faceta na pčelinjem oku veoma je velik, te se kod radilice kreće od 4 000 do 5 000, kod matice oko 5 000, a kod truta 8 000 do 10 000.



Slika 38. Građa očiju (Dade, 1994)

Ispod svake facete nalazi se jedna **očna jedinica** (*ommatidium*), koja ima oblik cjevčice koja se prema dubini oka postupno sužava. Stijenka tih cjevčica obložena je crnim pigmentnim slojem, te zraka svjetla koja izvana ulazi u očnu jedinicu, ne može prijeći u susjednu. Na gornjoj strani svake očne jedinice nalazi se šesterostранa hitinska leća, a ispod nje kristalni čunj koji prelazi u **vidni štapić** (*rhabdom*), koji seže sve do očne cjevčice i vezan je na vidni živac. **Vidni živci** svake pojedine cjevčice prelaze u bazalnu membranu. Prepostavlja se da pčele sliku slažu kao mozaik. Bez složenih očiju pčele se ponašaju kao da su slijepi, dok bez jednostavnih očiju vide.

Pčele dobro vide glavne boje spektra: žuto, modrozeleno, modro i ultraljubičasto. Crvenu boju ne vide, tj. vide je kao tamnosivu do crnu.

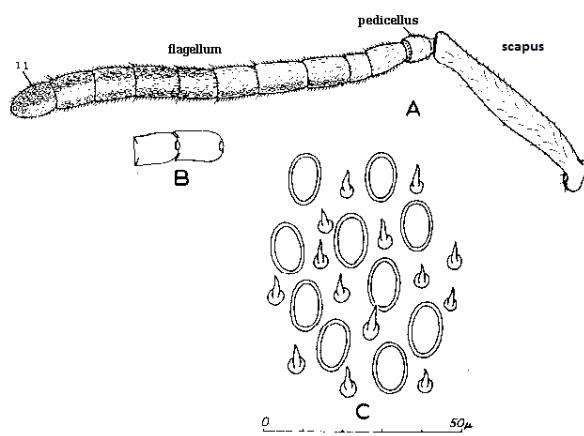
čovjek	crveno	narančasto	žuto	zeleno	modro-zeleno	modro-ljubičasto	nevidljivo
pčela	nevidljivo	narančasto	žuto	zeleno	modro-zeleno	modro-ljubičasto	ultra-ljubičasto

Slika 39. Područje vida čovjeka i pčele

Pčele daju prednost tamnijim bojama, a mogu se i dresirati na pojedine boje. Tako npr. zapamte boju na kojoj nalaze hrana te boju svoje košnice.

### 3.5.2 Njuh

Osjetilo njuha smješteno je na ticalima. **Ticala** (*antennae*) su dvije duge, hitinske cjevčice smještene na prednjoj strani glave neposredno iznad štita. Kod matice i radilice se sastoje od 12, a kod truta od 13 članaka. **Prvi članak ili stručak** (*scapus*) koji je najbliži glavi, najduži je i vezan je zglobnom plohom u udubini stijenke glave. Na stručak se nadovezuje **prekretač** (*pedicellus*). Vanjski dio ticala, **zastavica** (*flagellum*), sastoji se od 10, odnosno 11 članaka i svi su jednakog građenja.



Slika 40. Ticalo pčele (Snodgrass, 1910)

Na hitinskoj stijenci osam vanjskih članaka bića nalaze se sitne okrugle rupice. Matica na ticalu ima 2 000 takvih rupica, radilica 6 000, a trut 30 000. Pokriveni su veoma tankom prozirnom membranom, a ispod svake se nalazi 16 osjetnih stanica za njuh, koje su spojene s olfaktornim živcem. Pčele s uklonjenim ticalima gube osjet mirisa.

### Ticala

Većina receptora za miris i veliki dio za okus smješteni su na ticalima, što znači da imaju važnu ulogu u kemijskoj komunikaciji između pčela koja regulira život zajednice. Izvan košnice osjećaj mirisa jedan je od najvažnijih faktora u otkrivanju hrane (paše). Na ticalima se nalaze i drugi osjetilni organi, uključujući i one koji detektiraju vibracije koje proizvode pčele za vrijeme plesa. Taktilni (dodirni) receptori na površini ticala sudjeluju u različitim ponašanjima, npr. kada pčele razmjenjuju hranu, u određivanju debljine i glatkoće voštanih zidova saća, i, prema nekim autorima, u otkrivanju mikroreljefa površine latica cvijeta. Postoje i receptori koji otkrivaju pomicanje ticala za vrijeme leta te se smatra da imaju ulogu u kontroli leta. Nađeni su i receptori za određivanje promjena temperature, vlage i ugljičnog dioksida.

Feromon Nasanovljeve žlijezde, koji se izlučuje u različitim prilikama u kojima se pčele radilice skupljaju, sastavljen je od sedam hlapivih mirisnih komponenti. Mirisni receptori ticala reagiraju na svih sedam. Pčele žive u mirisno bogatom i kompleksnom okolišu, u košnici i izvan nje, izlaze na kraj s razlikovanjem mješavina kemikalija koje predstavljaju članove vlastite košnice, različite feromone ili izvor hrane između velikog broja biljnih vrsta. Boja ili oblik cvijeta vrlo su bitni za određivanje izvora hrane s veće udaljenosti, ali kada se pčele približe, miris postaje dominantan. Za toplog vremena cvjetajuća biljka može ispustiti 40-50 i više hlapljivih tvari. Ako biljka stvara nektar, pčela je mora razlikovati od mirisima jednako bogate susjedne biljke. Pčele uobičajeno koriste udio različitih hlapivih tvari kao mirisni otisak te biljke.

Pčele nevjerljivom brzinom nauče raspoznavati mirise. Većinu mirisa mogu naučiti sa 90%-tom točnošću nakon samo jednog posjeta izvoru mirisa koji sadrži hranu kao nagradu. Važnost mirisa kod pčela istaknuta je činjenicom da većinu receptora na ticalima čine mirisni receptori.

### Mehanizam mirisa

Osnovni mehanizmi mirisa isti su kao i kod ljudi: molekule mirisa reagiraju odgovarajuće formiranim receptornim mjestima na kojima se prema uzorku mirisa aktiviraju podražaji kroz mirisne živce do mozga. Mirisni sustav insekata nije povezan s dišnim sustavom, jer pčele dišu transportiranjem zraka od dišnih otvora na kutikuli grananjem dišnih cijevi i cjevčica do krajnjih stanica. Dišni sustav nema zaštitni (mukozni) sluzni sloj. Udisaji su često nepravilni i zračni otvori su zatvoreni koliko je to moguće zbog sprečavanja gubitka vode. S obzirom da su zatvoreni ili djelomično zatvoreni, ulaz mirisa bio bi značajno ograničen. Osim toga, otvori se nalaze na bočnim stranama tijela, a ne s prednje strane, gdje su potrebni za istraživanje okoliša u kojem se insekti kreću. Taj problem pčele su „riješile“ smještajući najveći dio mirisnih receptora na ticala, koja strše prema vani i naprijed te za vrijeme leta mogu dobro prikupljati informacije o mirisima.

#### 3.5.3 Okus

**Okusne stanice** kod pčela leže na korijenu jezika, u usnoj šupljini, osobito iza otvora kanala mlijecne žljezde, zatim na ticalima i na prednjim nogama. Osjet okusa u pčela nije jednak kao kod ljudi. Šećeri glukoza, fruktoza i maltoza za pčele su slatki, dok su galaktoza, manoza (otrovna za pčele) i lakoza bez okusa.

#### 3.5.4 Opip

Osjet opipa dobro je razvijen i razmješten po čitavom tijelu, a osobito na ticalima i nogama. Opip je vezan na osjetne dlačice. **Osjetne dlačice** razlikuju se od ostalih po nešto svjetlijoj boji.

Ticala su pomična i pčele ih kontinuirano koriste za dodirivanje i uzorkovanje okruženja, bilo u košnici ili na biljci. Pčelama je potrebna informacija o položaju pojedinih dijelova u odnosu na tijelo, no kako pčele imaju kutikulu koja nema stanice osjetljive na dodir po cijelom tijelu su razmještene osjetne dlačice.

#### 3.5.5 Sluh

Dugo se smatralo da sluh u pčela nije posebno razvijen, da je to ustvari reakcija dobro razvijenog osjeta opipa, tj. vibracija. Nedavno je uvrđeno da pčele mogu detektirati zvukove pčele koja pleše, koristeći receptor koji je osjetljiv na gibanje čestica u zvučnom valu. Bičevi na ticalima mogu se savijati (kretati u različitim smjerovima), čime omogućavaju da na njima se titraji zvuka detektiraju u Johnstovom organu. Johnstov organ veliki je osjetilni organ smješten na prekretaču ticala. Za razliku od ostalih osjetnih organa, Johnstov organ nije vidljiv na površini. Sastoji se od mnogo malih individualnih osjetnih stanica; s jedne strane prihvata se za zid prekretača prema stručku (koji je bliže glavi), a s druge strane za intersegmentalnu membranu prvog članka zastavice. Osjetne stanice organizirane su tako da čine šuplji cilindar u unutrašnjosti prekretača, stvarajući cjeloviti krug oko baze

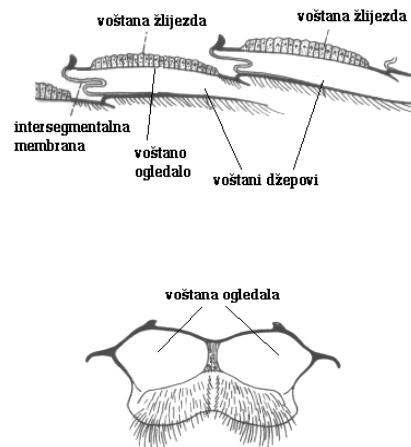
stručka. Još uvijek nije točno utvrđeno kako su osjetilne stanice stimulirane pokretanjem zastavice u odnosu na prekretač, no pretpostavlja se da takvo pokretanje uzrokuje mehanički stres na vrhu dendrita.

### 3.6 Ostale žljezde

#### 3.6.1 Voštana žljezda

Samo radilice posjeduju 4 para voštanih žljezda smještenih na prednjem prekrivenom dijelu sternuma (na trbušnoj strani zatka), od 4. do 7. kolutića. Ove žljezde nemaju niti matica ni trutovi. Voštane žljezde su u obliku para širokih, glatkih, svjetlijih ovalnih površina. Hitinski sloj izbušen je sitnim rupicama koje zovemo **voštano zrcalo**. Voštano zrcalo nije vidljivo s donje strane jer je prekriveno s prethodnom ljsuskicom. Razvoj voštanih žljezda počinje trećeg dana starosti. U dobi od 12 do 18 dana s unutarnje strane nalaze se dobro razvijene voštane žljezde. Pčelama koje više ne grade saće voštane žljezde zakržljaju.

Voštane žljezde specijalizirani su dio epidermisa koji je u vrijeme aktivnog lučenja voska zadebljao i poprimio žljezdanu strukturu. Žljezda se sastoji od jednog reda cilindričnih stanica u kojima se nagomilava vosak u tekućem stanju. Vosak izlučen kroz rupice u dodiru sa zrakom skrutne se u obliku listića.



Slika 41. Voštane žljezde pčela, (foto: Tautz, 2008; crtež: Snodgrass, 1910)

Samo iznimno (nakon rojenja ili nakon zime) radilice mogu proizvoditi vosak i nakon dobi od 18 dana. Za proizvodnju voska radilice troše velike količine meda i peluda tako da proizvode vosak pretežno u razdoblju dobrih paša. Nedostatak peluda usporava rad voštanih žljezda. Vosak je proizvod metabolizma ugljikohidrata i smatra se da za jedan kilogram voska potroše 6-8 kg meda. Na proizvodnju voska, osim fiziološkog stanja radilica, utječu vanjski i unutarnji čimbenici. Unos nektara u košnicu pojačava lučenje voska. Snaga zajednice važna je u proizvodnji voska kao i prisutnost matice i legla u zajednici, jer zajednica bez matice ne proizvodi vosak. Motiviranost je također važna jer npr. novi roj najbrže gradi saće.

### 3.6.2 Mirisna ili Nasanovljeva žljezda

Na leđnoj strani zatka, između 6. i 7. kolutića (odnosno na gornjoj strani 7.) nalazi se mirisna – **Nasanovljeva žljezda**. Prostim okom nije vidljiva, no kad posebni mišići razmaknu kolutiće i izboči se svjetlijii dio mirisne žljezde.



Slika 42. Pčele na ulazu u košnicu šire feromone Nasanovljeve žljezde (foto N. Kezić)



Slika 43. Nasanovljeva žljezda (foto N. Kezić)

Izlučevina je složenog sastava, do sada je izolirano sedam komponenti: geraniol, geranijska kiselina, nerol, (E)-citrал, (Z)- citral, farnesol i nerolova kiselina. Sastav pojedinih komponenti međusobno se razlikuje između pojedinačnih pčela, dok odnosi različitih komponenti ostaju isti. Sastav nije specifičan za zajednicu kao što se ranije mislilo. Sastav se razlikuje po dobi, tako mlade pčele proizvode vrlo malo ili uopće geraniola i farnesola. Najveća količina geraniola je u dobi od 28 dana kod aktivnih skupljačica u proljeće i ljeto, nakon čega opada.

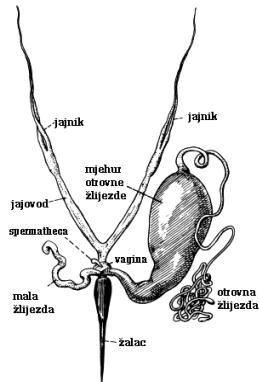
Feromon Nasanovljeve žljezde (koji izlučuju radilice) uključen je u nekoliko različitih oblika ponašanja kod pčela. Pčele ga koriste za privlačenje roja na pogodno mjesto i osigurava da matica i pripadajuće (prateće) pčele u roju uđu i ostanu na novom mjestu. Ispuštaju ga mlade pčele kada su se dezorientirale, te, kada se pčele hrane sa hranom koja nema jaki miris, njime obilježavaju izvore vode.

Kemijsko komuniciranje kod pčela je vrlo važno. Postoji niz kemijskih tvari koje kruže u košnici, a imaju bioaktivno djelovanje na ponašanje i razvoj pojedinih organa. Zovu se **feromoni** (grč. *phérein* 'prenositi' i *hormôn* 'poticati'). Većinom su to lakohlapljive tvari.

### 3.7 Žalčani aparat

**Žalac** (*aculeus*) je smješten na kraju zatka, u zadnjem kolutiću pčele te je za vrijeme mirovanja pokriven desetom leđnom i trbušnom ljsuskicom zatka. Filogenetski, žalac potječe od leglice, koja i danas kod većine kukaca služi za polaganje jaja. Zato ga i nalazimo samo kod radilice i matice, a trut ga nema.

Sam žalac sastoji se od žalčanog žlijeba i dviju žalčanih iglica. Iako je žalac skriven, on je ustvari vanjski organ i vrlo laganim povlačenjem za žalčane iglice može se izvući iz tijela.

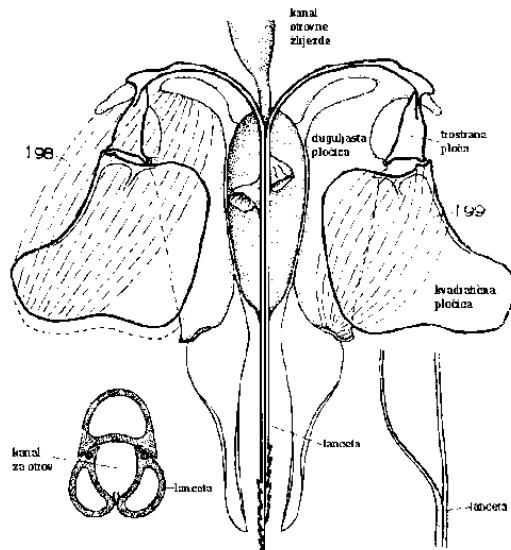


Slika 44. Građa žalca (Snodgrass, 1910)

**Žalčani žlijeb** dug je 2,25 mm, prema gore je proširen, a prema dolje sužen i otvoren. Šupalj je i sastoji se od dvije stijenke.

Prema gore se na žalčani žlijeb nastavljaju dva luka, čiji su krajevi u vezi s tzv. duguljastim pločicama.

U samom žalčanom žlijebu nalaze se dvije iglaste šuplje hitinske tvorbe, **žalčane iglice**, koje zajedno predstavljaju žalac u užem smislu. Svaka od tih iglica na svojem zašiljenom kraju ima zupce, koji su svojim vrškom okrenuti prema gore. Žalac radilice ima 10 takvih zubaca, a matica samo 3. U gornjem dijelu svaka iglica nosi po jednu izraslinu s malom elastičnom kožicom, koje prilikom međusobnog pomicanja iglica isišu otrov iz mjehura. Nekoliko pari mišića pokreće cijeli mehanizam.



Slika 45. Unutarnja građa žalca (Snodgrass, 1910)

Pčela ubada naizmjeničnim pokretanjem iglica. Nakon što ubode druge kukce koji nemaju elastičnu kožu, lako izvlači žalac. Međutim, kod sisavaca se elastična koža stisne oko zubića na iglicama i pčela ne može izvući žalac. Žalčani aparat se otkida, a gubitkom žalca nastaje velika rana koju pčela ne može preživjeti.

**Otrovna žlijezda** nalazi se u stražnjem dijelu šupljine zatka, ispod probavne cijevi. Sastoji se od jedne duge i tanke, mnogo puta savijene cijevi, koja se na prednjim krajevima račva na dvije kratke cijevi, a na stražnjem kraju se proširuje u mjehur, u kojem se skuplja izlučeni otrov.

Uz žalčani aparat nalazi se i manja **Duforova žljezda** (ranijeg naziva alkalna), a opisana je kao žljezda koja luči sekret koji podmazuje žalčani aparat. Odvodni kanal ove žljezde ulijeva se na početku žalčanog mehanizma ispod otvora mjehura. Sekret koji luči sluzav je i alkaličan.

Otrov se u mjehuru skuplja do dvadesetog dana života pčele. Nakon dvadesetog dana žljezda degenerira, ali otrov ostaje sačuvan. Obje žljezde, i otrovna i Duforova, bolje su razvijene u matica nego u radilica. Maticе, ali ne i radilice, proizvode funkcionalan otrov u trenutku valjenja, a mjehur matice sadrži oko tri puta više otrova nego u radilice. Mlade, tek izvaljene matice odmah nakon valjenja ubijaju svoje sestre te im je dovoljna količina funkcionalnog otrova neophodna. Stijenka mjehura sastoji se od slojevitog hitina. Hitin je visoko nabran, posebno u vratnom dijelu gdje nabori teku poprečno te tako drže otvor otvorenim. U stijenci se nalaze i epitelne stanice ali bez jasnih žljezdanih karakteristika. Na vanjskoj strani je bazalna membrana, ali nema mišićnih vlakana. Sadržaj mjehura je kisele reakcije. Žalac matice duži je nego žalac radilice, malo savijen i čvršće spojen s tijelom matice. Kod radilice je otrovna žljezda duga oko 21 mm, a kod matice 40-50 mm.

**Koschevnikove žljezde**, na bazi žalčanog aparata, prilikom uboda luče alarmni feromon koji privlači druge pčele te one napadaju mjesto prvog uboda.

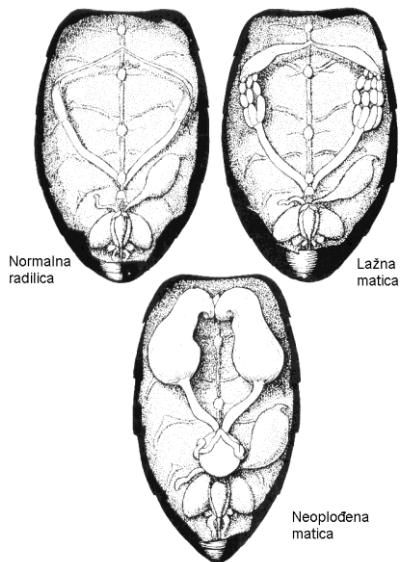
### 3.8 Spolni organi matice

Spolne organe matice čine **jajnici** (*ovaries*), **jajovod** (*oviduct*), **vagina**, **spolni otvor**, **sjemenski mjehurić** (*receptaculum seminis*) s pripadajućim **žljezdama** (*glandulae appendiculares*) i **odvodni kanal**.

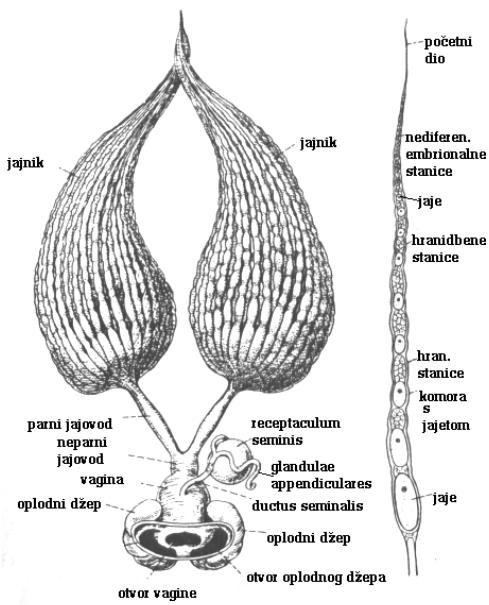
**Jajnici** (*ovaria*), parni su organi, koji proizvode jajne stanice. Kruškolikog su oblika, a suženi prednji dio lagano je savinut prema unutra i dolje. Boje su slonove kosti, a kod oplođene matice zapremaju najveći dio prostora prednjeg dijela zatka. Dugi su oko 5-6 mm, a na najširem mjestu široki 3-4 mm.

Kod mlade neoplođene matice znatno su manji.

Smješteni su ispod 6. i 7. kolutića, iznad probavne cijevi, tako da između njih leži medni mjehur i početak srednjeg crijeva. U prednjem dijelu, oba se jajnika međusobno dodiruju.



Slika 46. Usporedni prikaz grade spolnih organa radilica i matice (Snodgrass, 1910)



**Slika 47. Građa spolnih organa maticе (Snodgrass, 1910)**

**Jajnik** je građen od paralelno poredanih **jajnih cjevčica** (*ovariovae*). Kod dobrih matica u jajaniku je i do 200 jajnih cjevčica, o čemu ovisi dnevna proizvodnja jaja. Maticе koje su uzgojene od starijih ličinki (prisilni matičnjaci) imaju manji broj jajnih cjevčica. Cijevčice počinju u prednjem suženom dijelu i poredane su paralelno. Pred kraj se više cjevčica spaja zajedno i na kraju bez jasne granice prelaze u jajovod (*oviduct*). Cjevčice su bogato opskrbljene ograncima bronhiola. Na prijelazu jajnika u jajovod nalazi se vrlo tanka opna kod mlade neoplođene maticе. Nakon oplodnje, jaja trgaju ovu opnu i prelaze u jajovod.

**Jajovod** (*oviduct*) je odvodni kanal i sastoji se od parnog i neparnog jajovoda. Na prijelazu od jajnika spušta se prema natrag i dolje pokraj probavne cijevi i spaja u neparni jajovod koji prelazi u vaginu. **Vagina** je kratka i uska, a u njoj se nalazi jezičasti **nabor** prema gore koji je odvaja od vaginalnog predvorja. Stijenka predvorja jako je naborana, a s obje strane nalaze se proširenja koji se zovu **oplodni džepovi**. Vaginalno predvorje završava u **kloaki** ispod žalčanog aparata i analne papile.

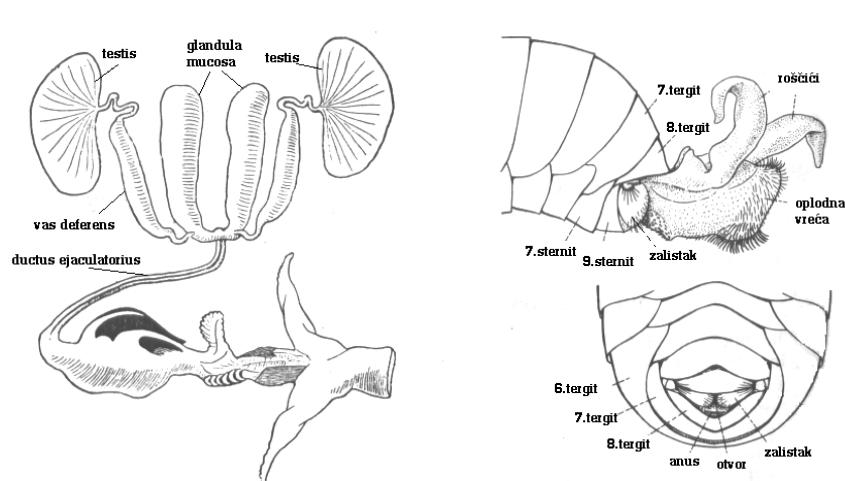
**Sjemeni mjehurić** (*receptaculum seminis*) smješten je iznad vagine. Oblika je kugle veličine 1 mm, služi kao spremište spermija koje je matica primila pri parenju. Nema mišića i bogato je opskrbljen dušnicima. S vanjske strane na sjemenom mjehuriću su dvije zmijolike **žlijezde** (*glandulae appendiculares*). Sekret ovih žlijezda izravno se ulijeva u gornji dio odvodnog kanala sjemenog mjehurića, a ima funkciju ishrane spermija. **Odvodni kanal** (*ductus seminalis*) spaja sjemeni mjehurić i vaginu. Ulazi u vaginu s gornje strane u visini jezičastog nabora na prijelazu u vaginalno predvorje. U gornjem dijelu odvodnog kanala nalazi se sjemena pumpa. To su dva **mišića**, *musculus flexor* po dužini i *musculus compressor* poprečno na odvodni kanal. Pomoću njih se vrši doziranje spermija iz mjehurića za oplodnju jajeta. Ovim mišićima upravlja matica.

Radilice posjeduju sve dijelove spolnih organa, ali su oni zakržljali. Obično imaju 2 jajne cjevčice, a iznimno do 20. Trutovi ih ne mogu oploditi. Radilice koje imaju 20 jajnih cjevčica su anatomski lažne maticе, a kada počnu uzimati matičnu mliječ i polagati jaja, onda su fiziološki **lažne maticе**. Pojava ovih matica u košnici može se primijetiti u leglu po tome što nisu samo neoplođena jaja, nepravilno raspoređena po saču, a u jednoj stanici može

biti više jaja. **Matrice trutuš** su ili stare matice koje više nemaju spermija ili mlade matice koje se nisu oplodile. Jaja polažu pravilno u saču, ali su sva neoplođena.

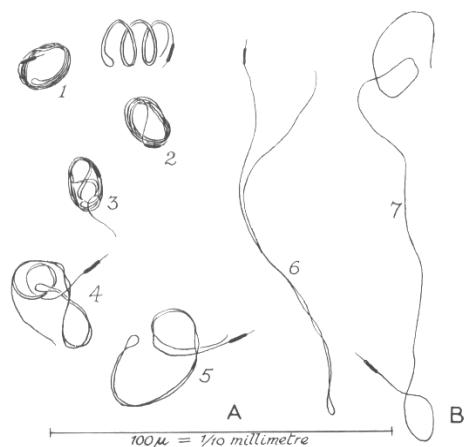
### 3.9 Spolni organi truta

Spolni se organi truta sastoje od parnih **sjemenika** (*testes*), **sjemenovoda** (*vas deferens*), **proširenja sjemenovoda** (*vesiculae seminales*), **sluzne žlijezde** (*glandula mucosa*), neparnog **sjemenovoda** (*ductus ejaculatorius*) i **kopulacijske cijevi** (*penis*).



Slika 48. Grada spolnih organa truta (Snodgrass, 1910)

**Sjemenici** (*testes*) su parni organi oblika graha i ispunjavaju najveći dio prednjeg dijela zatka. Potpuno su razvijeni već u stadiju kukuljice, dakle oko osmog dana prije nego što se trut izleže. Sjemenici su građeni od savijenih **sjemenskih cjevčica** (*testiolae*) u kojima se već u stadiju kukuljice stvori cjelokupna količina spermija. Nakon valjenja sjemenici se smanjuju na  $\frac{1}{4}$  prvobitne veličine, a cjelokupna količina spermija smještena je u **proširenju sjemenovoda** (*vesiculae seminales*), gdje dozrijevaju u narednih desetak dana.



Slika 49. **Spermiji** su končaste tvorevine, duge oko 0,25 mm.  
U prednjem, nešto prošrenom dijelu spermija nalazi se  
zametna stanica. Stražnji dugi dio služi za pokretanje.  
(Snodgrass, 1910)

Iz sjemenika izlazi **sjemenovod** (*vas deferens*) koji je građen iz kraćeg, tankog izvijenog dijela koji prelazi u proširenje sjemenovoda (*vesiculae seminalis*), a zatim se opet sužava. Završni dio proširenja sjemenovoda ulazi u stražnji odvodni dio **sluznih žlijezda** (*glandula mucosa*). Odebljali dio stjenke proširenja sjemenovoda građen je od poprečnih i uzdužnih mišića pokrivenim visokocilindričnim stanicama. Dalje se nastavlja u **neparni sjemenovod** (*ducus ejaculatorius*). Nakon zavijanja prelazi u **kopulacijsku cijev** (*penis*) koja je završni dio spolnog organa truta. Prednji dio kopulacijske cijevi proširen je u *bulbus*, iza toga je spiralni privjesak, rošćići, hitinske pločice i polje s dlačicama. Završava širokim otvorom ispod anusa. Kopulacijska se cijev može izvrnuti kao prst na rukavici, a izvrnuti oblik odgovara predvorju spolnog organa matice.

### 3.10 Leglo

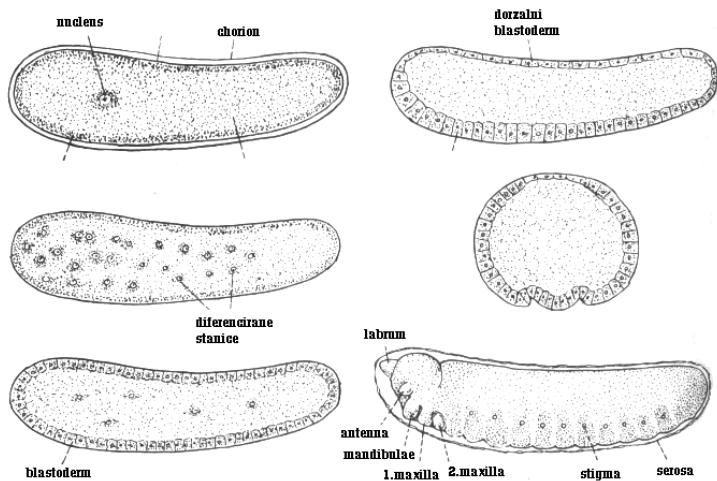
Leglo obuhvaća sve razvojne stadije od jajeta do izlaska odrasle pčele iz stanice. Pčele prolaze kroz potpunu probrazu ili holometaboliju. Za svaku kastu je specifično vrijeme razvoja (Tablica 3). Razvojne faze su: jaje, savijena ličinka, ispružena ličinka, kukuljica.

**Tablica 3** Razvoj po stadijima

	Matica	Radilica	Trut
Jaje	3 dana	3 dana	3 dana
Savijena ličinka	5 dana	5,5 dana	7 dana
Ispružena ličinka	2 dana	2,5 dana	4 dana
Kukuljica	6 dana	10 dana	10 dana
Ukupno	16 dana	21 dan	24 dana

#### 3.10.1 Razvoj u jajetu

Oblik jajeta je duguljast malo zavijeni valjak sa zaobljenim rubovima, dužine 1,3-1,5 mm, prosječnog promjera 0,33 mm, kojemu je gornji dio nešto deblji i u njemu je smještena zametna stanica. Ostali dio jajeta ispunjen je hranjivim tvarima. Boja jajeta je mlječno bijela.



**Slika 50. Razvoj embrija u jajetu**  
(prilagođeno iz Nelson, (1915) Embryology of the Honeybee, cit. Snodgrass i Erickson, 2003)

Embrionalni razvoj pčela obuhvaća razdoblje od oplodnje (radilice i matica) ili polaganja jajeta (trutovi) do izlaženja ličinke iz jajeta a odvija se pri temperaturi od 34 do 35 °C. U embrionalnom razvoju najprije dolazi do diobe jajne jezgre u veći broj jezgri. Nakon toga jezgre putuju prema površini jajeta gdje se dalje dijele. Kada se jezgre smjeste uz jajnu membranu, stvaraju jednoslojni epitel ili blastoderm. Dalnjim se umnožavanjem stvaraju tri zmetna listića: vanjski ektoderma, srednji mezoderma i unutrašnji endoderma iz kojih se razvijaju organi:

- **Ektoderma** – koža, noge, krila i ticala, traheje, živčani sustav, prednje i stražnje crijevo, žalac i vanjski dio spolnog organa.
- **Mezoderma** – spolni organi, srčana cijev, krv, mišići i masne stanice.
- **Endoderma** – srednje crijevo.

Potpuni razvoj nastaje unutar 76 sati, kada se jajna ovojnica raspusti i iz jajeta izlazi ličinka.

### 3.10.2 Ličinka

Čim izade iz jajeta ličinki je potrebna hrana. Radilice je obilato hrane prvih dana s matičnom mlječi tako da ličinke plivaju u njoj. Trećeg dana radilička ličinka dobiva miješanu hranu, tj. osim mlječi dobiva med i pelud. Za vrijeme razvoja, ličinke radilica, trutova i matica dobivaju različitu količinu hrane različitog sastava. U tom razdoblju radiličke ličinke u prosjeku budu posjećene i hranjene 143 puta, dok ličinke budućih matica budu posjećene i hranjene i do 1 600 puta (Lindauer, 1952). Slabo elastičnu hitinsku kožicu ličinka mijenja 4 puta u tom razdoblju. Prvih dana ima malo šećera u krvi, dok se nakon trećeg dana količine šećera povećavaju, čim se počne hraniti medom i peludom. Ličinka nagomila velike količine hranjivih tvari u organizmu tako da se daljnji razvoj odvija bez dodatne hrane. Boja ličinke je bjelkasta, sedefastog sjaja.

Kolutćavost je jasno izražena. Prednje crijevo slabo je razvijeno i smješteno je u glavi ličinke. Stražnje crijevo slabo je razvijeno, osim dviju Malpighijevih cjevčica. Ima razvijeno srce i sustav traheja, osnovu spolnih organa, živčani sustav i žlijezdu slinovnicu, koja u toj dobi izlučuje tekućinu za predivo. Najveći dio tijela ličinke čini

srednje crijevo koje nije prolazno nego je na kraju zatvoreno. Izmet se skuplja u srednjem crijevu, inače bi ličinke uprljale hranu u kojoj leže. U crijevu nema bakterija sve dok ličinke ne počnu primati med i pelud, tj. do trećeg dana, a tada se počinje razvijati bakterijska flora.

Ličinka pluta u hrani i polagano se kreće u krug, ali se to ne može vidjeti prostim okom. Petog dana ličinka zaprema čitavu površinu dna stanice i počinje se ispružati.

### 3.10.3 Ispružena ličinka – nimfa

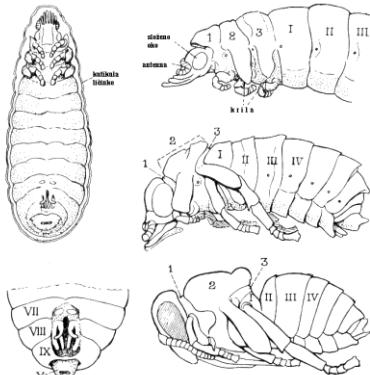
Kada je ličinka narasla toliko da potpuno pokriva dno stanice, počinje izlučivati feromon koji potiče pčele da poklope stanicu. Ličinka se počinje ispružati uzduž stanice i to s glavom prema otvoru. Ličinka prestaje uzimati hranu, a srednje se crijevo spaja sa stražnjim. Ličinka tada izbacuje izmet na dno stanice. Izmet je vidljiv iza ličinke kao nakupina žućkaste tekuće mase. Ličinka matice ispruža se u dobi od 5, ličinka radilice u dobi od 5,5, a ličinka truta u dobi od 7 dana. Radilice pokrivaju stanicu prozračnim voštanim poklopcem čim ličinka prestaje uzimati hranu i počinje se ispružati. Pčele grade poklopce od voska koji je s okolnog sača pa se bojom ne razlikuju od okoline. Na radiličkom su leglu poklopci malo, a na trutovskom znatno izbočeni.

Ličinka se počne zapredati u kukuljicu. Žlijezda slinovnica izlučuje žućastu tekućinu, kojom ličinka uz kretanje oblaže cijelu unutarnju stijenu stanice i stvara **kokon**. Radiličke i trutovske ličinke izgrade kokon unutar cijele stanice, a matica samo u području glave (polukokon). Debljina stijenke kokona iznosi 0,005 mm. Nakon izlaska pčele iz stanice, kokon ostaje u stanicama. Nakon što se u stanicama razvilo nekoliko generacija pčela, stanica postaje tamna i manja. Ispod kokona zaostaje izmet ličinke. Pčelari moraju svake godine zamjeniti najmanje 10-30 % okvira sača u košnici.

U poklopljenoj staniči unutar kokona ličinka se potpuno ispruži, i to radilička i trutovska položajem na leđa, a matica okomito s glavom prema vrhu matičnjaka. Gradnja kokona je završena unutar prvog dana nakon poklapanja stanicama.

U tom se stadiju tijelo dijeli na glavu, prsište i zadak, a drugi organi poprimaju oblik kao kod odrasle pčele. Te promjene događaju se pod hitinskom kožicom koja puca (peto presvlačenje) unutar 2-3 dana nakon poklapanja.

### 3.10.4 Kukuljica

	<p>Kukuljica ima sve temeljne oblike pčele i posve je bijele boje. Zatim tijelo postupno poprima tamniju boju, a ispod hitinske kožice se razvijaju krila koja su fino naborana.</p> <p>Nakon šestog presvlačenja, sada već formirana mlada pčela počinje se micati i kidanjem poklopca izlazi van. Razvoj kukuljice kod matice traje 6, a kod radilice i truta 10 dana.</p>
---	--

Slika 51. Građa kukuljice (Snodgras i Erickson, 2003)

## **4 Umjesto zaključka**

---

Neki biolozi naše vrijeme nazivaju 'erom insekata'. Među životinjskim vrstama različitost insekata svakako je bez premca. Do danas je opisano gotovo milijun vrsta, a procjene su da ih je više i od tri milijuna. Socijalne pčele predstavljaju tek jedan mali dio ove raznolikosti. Iako ne vole svi pčele, nemoguće ih je zanemariti, a produbljivanje znanja o pčelama može pomoći svakome ukoliko bi došlo do slučajnog ili planiranog kontakta. Pčele su izvanredni biološki organizmi. One su dovoljno male da uglavnom izbjegnu detaljnije proučavanje većine ljudi. Međutim, ukoliko se pruži prilika za detaljniji pogled u pčelinju zajednicu i funkciju organizma pčele, većina ljudi ostaje u potpunosti zadivljena detaljima i složenosti ne samo pojedinih pčela nego i cijele zajednice. Pčele posjeduju snagu nerazmjerne svojoj veličini i prilagođene su životu u velikom rasponu okolišnih uvjeta. Njihove su osjetilne sposobnosti značajno izraženije i često su izvan ljudskog shvaćanja. Iako se obično ne razvrstavaju u inteligentne životinje, pčele pokazuju iznenađujuće kompleksna ponašanja i altruistički socijalni sustav koji sve češće služi kao model za humano društvo. Medonosne pčele i njihovi bliski srodnici važni su iz mnogih razloga, a njihov učinak na prirodu i ljude je temeljan, stoga ih trebamo poznavati, štititi i očuvati.

## 5 Prilozi

Prilog 1. Tabela geoloških razdoblja (modificirano prema [www.ucmp.berkeley.edu/help/timeform.html](http://www.ucmp.berkeley.edu/help/timeform.html) i MacDoughall, Hegner, 1943)

Era		Razdoblje	Dominantna forma	Trajanje u godinama	Početak razdoblja	Kraj razdoblja
Kenozoik	Kvartar	Sadašnjost	<i>Cro-magnon</i>			30.000
			<i>Homo neanderthalensis</i>			40.000
			Javanski pračovjek – <i>Pithecanthropus erectus</i>			100.000
		Pleistocen	Glacijacije. Izumiranje velikih sisavaca. Širenje primitivnih ljudi.			500.000
	Tercijar	Pliocen	Pojava primitivnog čovjeka. Smanjivanje broja velikih sisavaca	3.500.000	5.300.000	1.800.000
		Miocen	Sisavci na vrhuncu razvoja. Čovjekoliki majmuni. Vrhunac razvoja kopnene flore.	18.500.000	23.800.000	5.300.000
		Oligocen	Razvoj viših sisavaca. Izumiranje prvih sisavaca. Širenje antropoida.	9.900.000	33.700.000	23.800.000
		Eocen	Nestajanje prvih sisavaca i širenje placentalnih sisavaca. Širenje trava, voća i žitarica.	21.100.000	54.800.000	33.700.000
		Paleocen	Nastanak prvih sisavaca i ptica.	10.200.000	65.000.000	54.800.000
Mezozoik	Kasni mezozoik	Kreda	Izumiranje dinosaura i pterodaktila. Specijalizacija ptica i reptila. Ptice sa zubima. <b>Pojava i širenje biljaka cvjetnica.</b>	79.000.000	144.000.000	65.000.000
	Rani mezozoik	Jura	Širenje zubatih ptica i velikih reptila.	62.000.000	206.000.000	144.000.000
		Trijas	Širenje dinosaura. Nastanak riba košutnjača. Širenje conifera i cikada.	42.000.000	248.000.000	206.000.000
Paleozoik	Kasni paleozoik	Perm (Glacijacije)	Pojava i širenje kopnenih kralježnjaka. Pojava i širenje amniota i <b>modernih insekata</b> . Širenje sjemnjača. Razdoblja glacijacija.	42.000.000	290.000.000	248.000.000
		Karbon	Širenje primitivnih insekata i amfibija. Dominacija sporulirajuće flore. Širenje primitivnih morskih pasa. Najraniji reptili. Izumiranje trilobita. Stagnacija nautiloida.	64.000.000	354.000.000	290.000.000
	Srednji paleozoik	Devon	Širenje amfibija i riba. Prvi raskovi i kopneni pužeći. Prvi pauci. Prva šuma i kopnena flora.	63.000.000	417.000.000	354.000.000
		Silur	Prve životinje koje dišu zrak, škorpioni i insekti. Prve poznate kopnene biljke. Dominacija cefalopoda. Širenje riba s plućima.	26.000.000	443.000.000	417.000.000

	Rani paleozoik	Ordovicij	Širenje riba i cefalopoda. Širenje koralja i kalcificirajućih algi. Dominacija trilobita.	47.000.000	490.000.000	443.000.000
		Kambrij	Širenje školjkaša. Dominacija trilobita. Prva dobro poznata morska flora. Alge	53.000.000	543.000.000	490.000.000
Proterozoik			Nema fosilnih ostataka. Doba jedostavnih morskih beskralježnjaka i algi.	357.000.000	900.000.000	543.000.000
Arheozoik			Nema fosilnih ostataka. Razvoj jednostaničnog života.	3.957.000.000	4.500.000.000	543.000.000

**Prilog 2. Broj postojećih opisanih vrsta kukaca (preuzeto iz Grimaldi i Engel, 2005)**

<b>Redovi :</b>	<b>Broj vrsta</b>
Entognatha:	
Protura	600
Collembola	9.000
Diplura	1.000
Archaeognatha	500
Zygentoma	400
<b>Paleoptera:</b>	
Ephemeroptera	3.100
Odonata	5.500
<b>Polineoptera:</b>	
Grylloblattodea + Mantophasmatodea	41
Phasmatodea	3.000
Orthoptera	20.000
Dermaptera	2.000
Embiodea	500
Plecoptera	2.000
Zoraptera	32
Dictyoptera:	
Blattodea	4.000
Mantodea	1.800
Isoptera	2.900
<b>Paraneoptera:</b>	
Psocoptera	4.400
Phthiraptera	4.900
Thysanoptera	5.000
Hemiptera	90.000

---

**Holometabola:**

Neuropterida	6.500
Coleoptera	350.000
Strepsiptera	550
Mecoptera	600
Siphonaptera	2.500
Diptera	120.000
Hymenoptera	125.000
Trichoptera	11.000
Lepidoptera	150.000
<b>Pribaližn broj</b>	<b>926.400</b>

---

**Prilog 3. Razvojni stadiji radilice**

<b>Dani</b>	<b>Vanjski znakovi</b>	<b>dužina u mm</b>
1	J1 Jaje okomito na dnu stanice	1,3-1,5
2	J2 Jaje stoji koso na dnu stanice	
3	J3 Jaje leži na dnu stanice	
4	L1 Ličinka savijena na dnu stanice	2,7
5	L2 Ličinka savijena na dnu stanice	6,3
6	L3 Ličinka savijena na dnu stanice	9,0
7	L4 Ličinka savijena na dnu stanice	11,0
8	L5 Ličinka savijena na dnu stanice	13,5
9	L6 Ličinka savijena na dnu stanice (prestaje uzimati hranu, crijevo ispražnjeno, stanica poklopljena)	17,0
10	N1 Ličinka se pruža i počinje se zapredati	

- 11 N2 Nimfa potpuno ispružena
- 12 N3 Nimfa se presvlači
- 13 K1 Kukuljica bijela
- 14 K2 Facetne oči ružičaste
- 15 K3 Facetne oči ružičaste, točkaste oči slabo naznačene
- 16 K4 Facetne oči tamno ljubičaste, točkaste oči izražene
- 17 K5 Facetne oči tamno ljubičaste, točkaste tamne, prsa žućkasta
- 18 K6 Facetne oči crno ljubičaste, prsa i zadak žućkast
- 19 K7 Prsa smeđa,zadak žuto smeđ,bič ticala taman
- 20 K8 Tijelo tamnije, krila malena
- 21 K9 Tijelo još tamnije, krila ispružena, izlazi.

## Literatura

- Adam, B. (1987) **Breeding the Honeybee. A contribution to the Science of Beebreeding.** Northern Bee Books, Hebden Bridge, UK, ed.; pp 118
- Boecking O. **Sealing up and non-removal of diseased and *Varroa jacobsoni* infested drone brood cells is part of the hygienic behaviour in *Apis cerana*** Journal of Apicultural Research. 38(3-4):159-168, 1999.
- Boecking, O., Spivak M. (1999) **Behavioral defenses of honey bees against *Varroa jacobsoni* Oud.** Apidologie. 30:141-158
- Bouga, M., Harizanis, P. C., Kiliias, G., Alahiotis, S. (2005) **Genetic divergence and phylogenetic relationships of honey bee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) populations from Greece and Cyprus using PCR – RFLP analysis of three mtDNA segments.** Apidologie 36: 335–344
- Bubalo, D., Pechhacker, H., Poklukar, J., Langer, Z., Dražić, M., Odak, M., Kezić, N., (1994) **Biološke karakteristike alpskog, subalpskog i panonskog ekotipa sive pčele (*Apis mellifera carnica*) u uvjetima sjeverozapadne Hrvatske.** Hrvatska Pčela, 10: 169-172
- Büchler, R; Costa, C; Hatjina, F; Andonov, S; Meixner, M D; Le Conte, Y; Uzunov, A; Berg, S; Bienkowska, M; Bouga, M; Drazic, M; Dyrba, W; Kryger, P; Panasiuk, B; Pechhacker, H; Petrov, P; Kezic, N; Korpela, S; Wilde, J (2014) **The influence of genetic origin and its interaction with environmental effects on the survival of *Apis mellifera* L. colonies in Europe.** Journal of Apicultural Research 53(2): 205-214. <http://dx.doi.org/10.3896/IBRA.1.53.2.03>
- Cambell, N.A.; Reece, J. B.; Urry L. A.; Cain, M. L.; Wasserman, S.A.; Minorsky, P.V.; Jackson, J.B. (2008) Biology Eight Edition. Pearson, San Francisco
- Cardinal S, Danforth BN. (2013) Bees diversified in the age of eudicots. Proc R Soc B 280: 20122686. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.2686>
- Costa, C; Berg, S; Bienkowska, M; Bouga, M; Bubalo, D; Büchler, R; Charistos, L; Le Conte, Y; Drazic, M; Dyrba, W; Fillipi, J; Hatjina, F; Ivanova, E; Kezic, N; Kiprijanovska, H; Kokinis, M; Korpela, S; Kryger, P; Lodesani, M; Meixner, M; Panasiuk, B; Pechhacker, H; Petrov, P; P; Lodesani, M; Meixner, M; Panasiuk, B; Pechhacker, H; Petrov, P; Oliveri, E; Ruottinen, L; Uzunov, A; Vaccari, G; Wilde, J (2012). **A Europe-wide experiment for assessing the impact of genotype-environment interactions on the vitality and performance of honey bee colonies: experimental design and trait evaluation.** Journal of Apicultural Science, 56 (1) 147 – 158. DOI: 10.2478/v10289-012-0015-9.
- Dade, H. A. (1994) **Anatomy and dissection of the honeybee.** IBRA. Cardiff
- Danforth, B.N., Cardinal, S., Praz, C., Almeida, E.A. and Michez, D., (2013) The impact of molecular data on our understanding of bee phylogeny and evolution. Annual review of Entomology, 58, pp.57-78.
- Dražić, M., Bubalo, D., Kezić, D., Odak, M., Grbić, D., Kezić, N., *Morfometric differences of mediterranean ecotype of Carniolan bee (A.m. carnica)*. 34. Znanstveni skup hrvatskih agronomova. Opatija, 25-28.02.1998

- Dražić, M.; Filipi, J.; Prđun, S.; Bubalo, D.; Špehar, M.; Cvitković, D.; Kezić, D.; Pechhacker, H.; Kezić, N. (2014) **Colony development of two Carniolan genotypes (*Apis mellifera carnica*) in relation to environment.** Journal of Apicultural Research 53 (2): 261-268. 10.3896/IBRA.1.53.2.07
- Engel, M. S. (1999) **The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae; Apis).** Journal of Hymenoptera Research 8 (2): 165-196
- Grimaldi, D. and Engel, M.S. (2005) Evolution of the Insects. Cambridge University Press.
- Hadisolesilo, S., Raffiudin,R., Susanti, W., Atmowidi, T., Hepburn, C., Radloff, S.E., Fuchs, S., Hepburn, H.R. (2008) **Morphometric analysis and biogeography of *Apis koschevnikovi* Enderlein (1906)** Apidologie, 39 5: 495-503 DOI: <https://doi.org/10.1051/apido:2008029>
- Hatjina, F; Costa, C; Büchler, R; Uzunov, A; Drazic, M; Filipi, J; Charistos, L; Ruottinen, L; Andonov, S; Meixner, M D; Bienkowska, M; Dariusz, G; Panasiuk, B; Le Conte, Y; Wilde, J; Berg, S; Bouga, M; Dyrba, W; Kiprijanovska, H; Korpela, S; Kryger, P; Lodesani, M; Pechhacker, M; Petrov, P; Kezic, N (2014) **Population dynamics of European honey bee genotypes under different environmental conditions.** Journal of Apicultural Research 53(2): 233-247. <http://dx.doi.org/10.3896/IBRA.1.53.2.05>
- Hepburn, R. i Randloff, S. E (ur) **Honey bees of Asia.** 2011. Springer Heidelberg Dordrecht London New York DOI 10.1007/978-3-642-16422-4
- IUCN (2017) The International Union for Conservation of Nature: The IUCN Rec List of Threatened Species: *Apis mellifera*. <http://www.iucnredlist.org/details/full/42463639/1#sectionMeasures> (30. rujna 2017)
- Lindauer, M. (1952). Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 34(4), 299-345.
- Lo NH, Gloag RS, Snderson DL, Oldroyd BP (2010) **A molecular phylogeny of the genus *Apis* suggests that the Giant Honey Bee of the Philippines, *A. breviligula* Maa, and the Plains Honey Bee of southern India, *A. indica* Fabricius, are valid species.** Syst Entomol 35:226–233
- Meixner, M. D., Pinto, M. A., Bouga, M., Kryger, P., Ivanova E., Fuchs, S. (2013) **Standard methods for characterising subspecies and ecotypes of *Apis mellifera*,** Journal of Apicultural Research, 52:4, 1-28, DOI: 10.3896/IBRA.1.52.4.05
- Muñoz, I., Dall’Olio, R., Lodesani, M., & De la Rúa, P. (2009). **Population genetic structure of coastal Croatian honeybees (*Apis mellifera carnica*).** Apidologie, 40(6), 617-626.
- Neumann, P., Moritz, R. F. A. (2002) **The Cape honeybee phenomenon: the sympatric evolution of a social parasite in real time?** Behav. Ecol. Sociobiol 52: 271-281
- Oštrec, Lj., Gotlin Čuljak, T. (2005) Opća entomologija. Sveučilišni udžbenik. Zrinski d.d., Čakovec
- O'Toole, C, Raw, A. (1999) Bees of the world. Blandford, UK
- Rath W.: **Co-adaptation of *Apis cerana* Fabr. and *Varroa jacobsoni* Oud.** Apidologie. 30(2-3):97-110, 1999
- Ruttner F. **Biogeography and Taxonomy of Honeybees.** Springer-Verlag, Berlin, 1988 p. 284
- Ruttner F. **Races of bees.** U The Hive and Honey Bee, pp. 19-38. Dadant & Sons, Hamilton, Illinois 1987

- Ruttner, F (1980) ***Apis mellifera adami* (n. ssp.), die Kretische Biene.** Apidologie. 11 (4): 385-400
- Ruttner, F., Tassencourt, L., & Louveaux, J. (1978). **Biometrical-statistical analysis of the geographic variability of *Apis mellifera*. Material and methods.** Apidologie, 9(4), 363-381.
- Sakagami SF, Matsumura T, Ito K (1980) ***Apis laboriosa* in the Himalaya, the little known world largest honeybee (Hymenoptera: Apidae),** Insecta Matsumurana 19:47–77
- Sheppard, W. S., Meixner, M. D. (2003). ***Apis mellifera pomonella*, a new honey bee subspecies from Central Asia.** Apidologie, 34 (4), 367-375.
- Snodgrass, R. E. (1910) **The anatomy of the honey bee.** Government printing office. Washington
- Snodgrass, R. E., Erickson, E.H. (2003) **The anatomy of the honey bee. U knjizi "The hive and the honeybee"** Ed. Graham, J. M. Dadant & Sons, Hamilton, Illinois, USA p.p. 103-169
- Tautz, J. (2008) **The buzz about bees: biology of a superorganism.** Springer Science & Business Media.
- Tomašec, I. (1949) Biologija pčela. Nakladni zavod Hrvatske, Zagreb
- Treer, T., Tucak, Z. (1991) **Agrarna zoologija.** Školska knjiga, Zagreb
- Uzunov, A., Meixner, M.D., Kiprianovska, H., Andonov, S., Gregorc, A., Ivanova, E., Bouga, M., Dobi, P., Büchler, R., Francis, R. and Kryger, P., (2014) **Genetic structure of *Apis mellifera macedonica* in the Balkan Peninsula based on microsatellite DNA polymorphism.** Journal of Apicultural Research, 53(2), pp.288-295.
- Whitfield CW, Behura SK, Berlocher SH *et al.* (2006) **Thrice out of Africa: Ancient and recent expansions of the honey bee, *Apis mellifera*.** Science, 314, 642–645.
- Winston , M. L. (1987) **The Biology of the Honey Bee.** Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts
- Wongsiri, S., K. Limbipichai, P. Tangkanasing, M. Mardan, T. Rinderer, H. A. Sylvester, G. Koeniger and G. Otis (1990) **Evidence of reproductive isolation confirms that *Apis andreniformis* (Smith, 1858) is a separate species from sympatric *Apis florea* (Fabricius, 1787).** Apidologie, 21 1 47-52. DOI: <https://doi.org/10.1051/apido:19900106>