

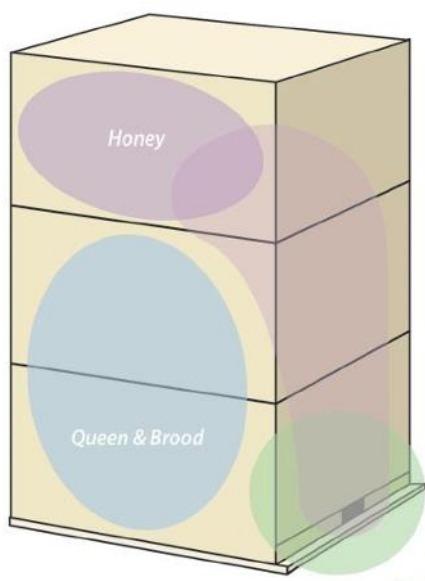
FLITIG SOM ETT BI – EN STRATEGI FÖR ÖVERLEVNAD

Honungsbin har länge haft ett rykte om att vara flitiga: Bisamhället utför ett komplext myller av olika aktiviteter som bedrivs samtidigt. Lättheten med vilken tusentals bin i varje kupa samarbetar i synergi och bidrar till varandras behov leder oss till att uppfatta honungsbina som en "superorganism". Alla aktiviteter som honungsbina bedriver unisont eller individuellt är jämförbara med celler eller organ inom en större organism (Seeley). Men i stället för att se bisamhället som "en organism", låt oss bryta ner de många rörliga delarna i kupan och titta på enskilda bins roll och deras bidrag till god hälsa och fortlevnad.

Arbetsfördelning mellan åldersgrupper i kupan

Ett normalt bisamhälle består av en enda drottning och ett antal arbetsbin och drönare vars mängd varierar under året. Man räknar med en variation på mellan 20 000 - 80 000 arbetsbin och 600 – 16 000 drönare mellan vinter och sommar. Alla är nödvändiga för bisamhällets funktion, men arbetsbördan är definitivt inte jämnt fördelat! Reproduktiv verksamhet är drottningens och drönarnas ansvar, medan nästan alla andra uppgifter ligger på arbetsbinas bord.

Bin börjar sitt liv med att utföra uppgifter, som att städa och mata sina yngre systrar. När de åldras flyttar de till vaxkakan och sedan till kupans ingång för mottagning av nektar från dragbina, för att värmereglera genom fläktande och för att bevaka ingången. Slutligen uppgraderas de till att bli födosökande bin – dragbin. Separationen mellan bin i varje åldersgrupp utgör en barriär mot överföring av yttre sjukdomar och smittämnen till larver och bidrottning.



AMBIN & STÄDBIN

(0 – 12 DAGAR)

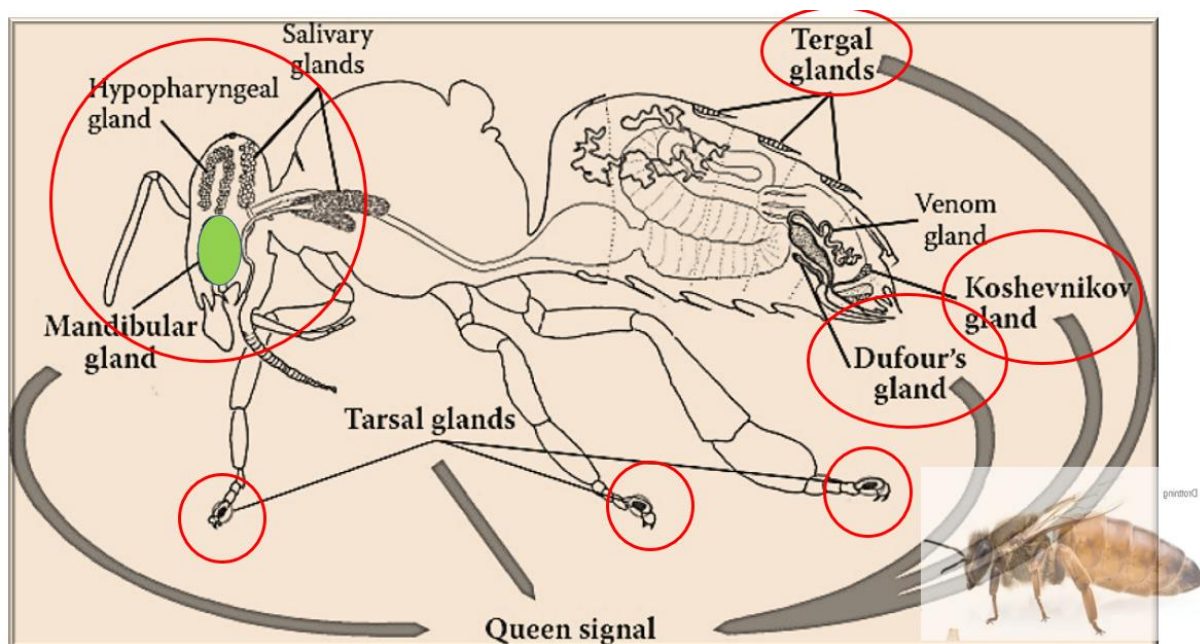
UNGA ARBETS BIN (UA)
(12 – 17 DAGAR)

ÄLDRE ARBETS BIN (ÄL)
(17 – 21 DAGAR)

DRAGBIN (DB)

Bidrottningen: Styr bisamhället, men bara nästan

En drottning lever vanligtvis i ungefär två år, men kan överleva upp till fem år (Gruszka 1998). Fast hon inte genetiskt skiljer sig från sina systrar gör den speciella dieten hon får att hon utvecklas till drottning med förmågan att para sig och bli äggläggande. Upp till cirka 2 000 ägg läggs varje dag, även om ett avbrott i yngelproduktion sker på vintern i tempererade klimat (Page & Peng 2001). Det är lätt att se drottningen som kupans ledare, liknande ett lands president — hon är trots allt drottningen. Men honungsbinas interaktioner med drottningen är dock lite mer komplexa. Utanför hennes reproduktiva roll spelar en drottning en viktig del i att reglera bisamhället genom hennes feromon dofter, som förhindrar uppkomsten av nya drottningceller, undertrycker arbetsbiets äggstocksutveckling och stimulerar födosökande (Gruszka 1998). Genom fördelningen av de olika feromonerna som hon producerar har bidrottningen en viss grad av kontroll över bisamhället. Drottningssignalen (Queen Mandibular Pheromone) är hennes viktigaste attribut för att provocera aktivitet i bisamhället. De hypofaryngiala körtlarna avger den viktigaste signalen: bisamhällets sammanhållning. Även andra kemiska blandningar utsöndras från olika delar av hennes kropp. Dessa samlas upp av hovet och drottningens ”meddelande” förs därmed vidare ut bland arbetsbina.



Neurobiology of Chemical Communication, Boca Raton (2014)

Arbetsbiet påverkar dock också en drottningens beteende. Till exempel när drottningssferomonerna inte längre når alla arbetsbin kan arbetsbina komma att initiera svärmningsbeteende; de bygger drottningceller för drottningen att lägga i, minskar



drottningens utfodring under förberedelse för avresa, och lämnar sedan kupan med drottningen för att söka ett nytt hem. Ett annat exempel: Drottningens beslut om att lägga befruktade eller obefruktade ägg grundar sig på cellstorleken och cellstorleken bestäms av arbetsbina. Arbetsbina har också sista ordet i en drottningens acceptans. En drottning som anses vara av dålig kvalitet kommer att dödas och ersättas – allt för samhällets överlevnad.

Drönarna: En enda uppgift

En drönares enda syfte i livet är att para sig med en drottning. När drönarna lämnar kolonin i stora grupper, samlas de i etablerade parningsområden och väntar på drottningar. Drönare är reproduktivt mogna så tidigt som 7 dagar efter att de kläckts och kan leva till trettio dagar eller längre, men dör omedelbart efter parning (Rangel & Fisher 2019). Drönare bidrar inte till bisamhället på något annat sätt och måste till och med matas av arbetsbin. När vintern närmar sig, trycks drönarna ut ur bisamhället — resurser är inte längre rikliga och tillräckliga för att mata frilastarna!

Arbetsbin: Sköter helt enkelt resten

Var och varannan uppgift i den hektiska kupan tillfaller arbetsbiet. Hos andra sociala insekter är det normalt storleken som avgör arbetsuppgiften. Hos myror till exempel är det de minsta individerna som tar hand om äggen (Boulogne 2014). Honungsbin byter däremot uppgifter utifrån dess ålder, i kombination med en rad andra faktorer som till exempel väderförhållanden och avbrott i drottningens äggläggning. (Johnson 2010). På sommaren kan arbetsbin delas upp i fyra olika ålderskategorier: städbin, ambin, arbetsbin och dragbin. Bisamhällets behov under vintern är däremot olika. Inför vinterhalvåret produceras nya generationer av bin. Vinterbinas uppgifter fördelas inte längre efter ålder utan utefter deras fysiologiska utveckling.

Städbin: 0 till 4 dagar

Städbiets första uppgift är att rengöra cellerna omedelbart i området hon precis kom ifrån (Winston 1987). Städbin, som känns igen på deras bleka, fluffiga hår (setae), fortsätter att rensa ut celler under sina 3 till 4 första dagar i livet: ett första tecken på renlighet som nyckel till god hälsa. Att städa i kupan är inte någon specialiserad uppgift ty alla bin av andra åldrar kan också utföra den om det är tillräckligt viktig för samhällets fortlevnad. Samma cell återanvänds upp till 6–7 gånger under en säsong och allmän renlighet är viktigt för att minska sjukdomsöverföringen över generationer. Femton eller fler arbetare kan bidra till rensningen av en enda cell, och sammanlagt tar allt cirka 40 minuter för att en genomsnittlig cell ska rengöras helt (Winston1987). Dessa rena yngelceller är sedan redo för drottningen och de har ett distinkt polerat och glänsande utseende som är särskilt synligt på äldre utbyggda ramar som hålls mot solljus.

Unga arbetsbin kommer sällan att ge sig ut och flyga direkt då vingarna måste torka och härda innan flygning är möjlig. En individs tidigaste orientering eller rensningsflygning kan förekomma under de första nio dagar av hennes liv (Herold & Borei 1963) och sådana tidiga flygningar är alltid i omedelbar närhet av kupan för att memorera utseendet och platsen för deras hem (Degen et al., 2015).

Kontakten med ambin är viktig för städbins fysiologiska utveckling och deras förmåga att bli igenkänd av deras systrar. Nykläkta bin som fötts upp utan ambins sällskap har visat sig ha mindre hypofaryngeala körtlar (som är viktiga för framtida matningsuppgifter) och lägre proteinhalt i hela kroppen (Naiem et al., 1999). Nykläkta bin måste påbörja sina liv med den specifika doft som bisamhället använder för att skilja sig från inkräktare. De kommer att få denna kemiska profil genom interaktioner med ambina som matar, ansar och borstar dem (Breed 2004).

Ambin: Ålder 4 – 12 dagar

Amningsstadiet i biets liv varar ungefär en vecka och kretsar kring yngelvård. Den viktigaste fysiologiska egenskapen hos ambin är att de har utvecklade hypofaryngeala körtlar i huvudet och att de ansvarar för proteintillskottet till bilarverna (Corby-Harris och Snyder 2018). De yngsta larvernas diet består av pollen (bibrod) och är avgörande för att främja tillväxt (Herbert et al., 1970). Under de 12 första dagarna i sitt liv består arbetsbiet föda nästan uteslutande av pollen (Crailsheim et al., 1992). Ambin är fysiologiskt utrustade för en sådan diet, eftersom de producerar speciella enzymer för att effektivt smälta stora mängder pollen (Crailsheim et al., 1992).



Ambiets pollendiet är anledningen till att pollen lagras på eller nära yngelklotet. Bisamhällen med otillräcklig tillgång till pollen kommer att leda till dåligt utfodrade ambin och dåligt utfodrade yngel vilket i sin tur kommer att påverka hela bisamhällets hälsa. Undernärda bin har större mottaglighet för sjukdomar och minskad förmåga att växa i storlek och utvecklas fysiologiskt när de åldras (Di Pasquale et al., 2013, Brodschneider et al., 2022). Från det att ambiet når 4 till 6 dagar matar hon bisamhällets äldre larver med en blandning av honung, pollen och fodersaft (Winston 1987).



Senast dag 7 i sitt liv är ambiets hypofaryngeala körtlar fullt utvecklade. Då övergår hon till att mata drönlavlar och drottninglarver (om där finns några) med ett mycket proteinrikt drottninggelé (Melliou & Chinou 2014).

Ambin är mottagliga för de kemiska och feromonala signaler som avges från ynglet. Ynglet kommunicerar till exempel om matnivån har minskat i en cell (Huang & Otis 1991). Yngelceller inspekteras regelbundet av ambin men verkar inte omedelbart svara på individens signaler utan fortsätter i stället inspektionerna för att säkerställa en effektiv tilldelning av resurser (Huang & Otis 1991). En intressant studie från 50-talet visar att under loppet av 272 timmar inspekteras en enskild larv i genomsnitt 1 926 gånger, men matas endast 143 gånger (Lindauer 1953). Ambin täcker yngelcellerna med en pappersaktigt ämne (skapat från rester av gamla kokonger blandade med vax (Winston 1987) innan de sedan täcks av de vaxproducerande arbetsbina.

Förutom skötseln av ynglet och larverna fram till att cellen täcks, matar även ambina äldre arbetsbin med bibröd. Äldre arbetsbin kan inte förse sig med tillräckligt med protein utan ambinas hjälp. De kan dock mata varandra med honung eller nektar. Dragbin kan inte heller smälta pollen så effektivt som ambin eftersom de inte lyckas producera de nödvändiga enzymerna i tillräcklig mängd (Crailsheim et al., 1992). Drottningens hov består av ambin som är mellan 3 och 9 dagar. Drottningen har lockat till sig denna åldersgrupp genom feromonutsöndring (Seeley 1979, Naumann et al., 1991, Keeling et al., 2003). Hovet ansvarar för utfodringen och skötsel av drottningen samt omfördelning av hennes feromon ut till bisamhällets övriga arbetsbin. Varje kontakt med feromonerna som utsöndras från drottningens körtlar vid munnen följs omedelbart av självvård. Feromonet sprids i biets hjärna och kropp för att sedan gå vidare till närmaste arbetsbi. Feromonet sprids sedan vidare i samhället. Detta pågår i intervaller om 30 minuter från hovets ambin (Naumann et al., 1991, Seeley 1979). Detta är ett högeffektivt kommunikationssystem som pågår oavbrutet och som gör att drottningssignalen förblir korrekt.



Bidrottning och hennes hov (ABJ mars 2024)

Äldre arbetsbin: Ålder 12–21 dagar

Äldre arbetsbin är den sista åldersgruppen att utföra uppgifter inne i kupan. Även om äldre arbetsbin kan överlappa med ambinas åldersgrupp och även interagera med dragbin mycket mer än vad städbin gör, är deras uppgifter helt distinkta.

Yngre arbetsbin (dag 12-17) bygger vax och underhåller kupan och sköter till exempel övertäckning av honungsceller (Johnson 2010). Vid denna ålder, arbetar de fyra vaxkörtlarna på undersidan som bäst. När de åldras börjar de utföra uppgifter närmare bikupans ingång. Det är till exempel lite äldre arbetsbin som tar emot nektar från dragbin och som omvandlar nektar till honung.

Återvändande dragbin som inte hittar något äldre arbetsbi att överlämna nektarn till kommer att ställa sig på flustret och dansa och utföra vibrationer (Seeley 1992). Denna signal kommer omedelbart att generera äldre arbetsbin till flustret för insamling och vidare överföring till ramcellerna. De snabbgående bina som kan ses springa på yngel eller honungsramar kan antas vara äldre arbetsbin som deponerar honung. När en cell är vald, manipulerar biet nektardroppen i munnen i cirka 20 minuter, samtidigt som den tillför både enzymer som bryter ner sockerarter och väteperoxid, som förhindrar honungen från att förstöras (Corby Harris & Snyder 2018, Seeley 1995). Både enzymer och väteperoxid produceras för de äldre biets körtlar. Flera bin kommer att deponera



nektar i en och samma cell, där den fortsätter att mogna allteftersom fukthalten åter minskar tack vare de yngre arbetsbinas fläktande beteende.

Äldre arbetsbin spelar också en viktig roll gällande regleringen av bikupans temperatur. Arbetsbin är väldigt bra på att hålla varandra varma. Men under höga temperaturer skapar arbetsbina även ett slags luftkonditioneringssystem. De kommer att delta i att fläkta ut värmen från kupan, speciellt vid ingången, där de snabbt lyckas cirkulera luften (Southwick & Heldmaier 1987). Dragbin kommer också med vatten som de överlämnar till de äldre bina. Vattendropparna distribueras genom yngelrummet och hjälper också till att kyla ner yngelrummet genom avdunstning under varma somrardagar. Detta förhindrar också att ynglen torkar ut (Southwick & Heldmaier 1987). Termoreglering är viktigast i yngelrummet. Ynglens överlevnad kräver temperaturer mellan 33 - 36°C (Seeley 1985). Även om alla bin bidrar till bisamhällets uppvärmning genom dess naturliga kroppstemperatur på 35°C, är vissa "värmare" specialiserade på att överföra kroppsvärme till yngelkakorna. Dessa specialister genererar värme genom att vibrera sina flygmuskler och upprepade gånger pressa sin varma bröstorg mot de täckta yngelcellerna medan de står stilla (Bujock et al., 2002). Bin i alla åldrar har denna förmåga men äldre arbetsbin är de som oftast utför det, i samband med att de transporterar nektar erhållen från dragbina (Basile et al., 2008).

Detektering av sjuka larver

En annan av de äldre arbetsbinas uppgifter är att ägna sig åt hygieniskt beteende – avlägsnande av döda eller sjuka larver (Arathi et al., 2003). De ansvarar för att upptäcka sjuka celler och avtäcka dem medan en annan drar ut larver eller puppor och släpper dem till kupans botten. Ytterligare andra äldre arbetsbin är specialiserade på att dra döda kroppar ut genom kupans fluster (Arathi et al., 2003, Trumbo et al., 1997). Sådant beteende är viktigt för att minska sjukdomsöverföring och hålla bikupan ren. Vissa genetiska drag har visats vara duktigare på att uppfatta sjukdomsdoft och anses ha högre städiver (Wagoner et al., 2021).

Vaktbin och bikupans försvarsmekanism

Försvaret av samhället faller på de äldsta arbetsbina - vaktbina, som närmar sig övergången till dragbin. Vaktbinas uppgift är att identifiera och utesluta eventuella inkräktare. Antalet bin som patrullerar ingången till bikupan, redo att attackera misstänkt luktande individer, uppskattas vara cirka 75 individer åt gången (Moore et al., 1987). Detta är ett relativt lågt antal med tanke på de tusentals bin som bor i kupan bakom dem men de får förstärkning när de utsätts för större störningar, såsom av björnar, skunkar eller andra djur (inklusive biodlare): försvarsbin! Dessa bin flyger i större grupper och försöker sticka, eller åtminstone skrämma, alla större inkräktare (Breed et al., 1990). Försvarsbin är gamla dragbin som ses ofta ha slitna vingar, vilket får vissa forskare att tro



att detta är ett specialiserat grupp snarare än vanliga bin som rekryteras av larmferomon (Breed et al., 1990).

Dragbin: Ålder 21 och högre

Cirka 60 % av bisamhällets arbetsbin kommer att ta sig till det sista livsstadiet och bli dragbin (Prado et al., 2020). I samband med övergång till dragbistadiet förlorar arbetsbina cirka 40% av sin kropps massa på grund av förändringar i bakkropp och matsmältningskanal, som gör flygandet effektivare och som ger mer plats åt nektar (Harrison 1986). Glykogen lagras dubbelt så snabbt i bröstkorger och möjliggör en snabb energikälla för flygmuskulerna (Harrison 1986). Yngre dragbin presterar kortare orienteringsflygningar och allteftersom de åldras blir orienteringsflygningarna längre och längre – lite som en kalibrering av den inre kompassen gentemot solen (Degen et al., 2015).

Sökandet efter hälsofrämjande ämnen

Det finns fyra resurser som dragbina samlar in: nektar, pollen, vatten, och harts. I allmänhet verkar dragbina specialisera sig på insamling av en substans i taget (Winston 1987). Dragbin specialiserade på pollen och harts packar sina laster i koppar på bakbenen (så kallade pollenkorger eller corbiculae). Till skillnad från dragbin som hämtar nektar, ansvarar dragbin som hämtar pollen och harts för att lagra sina egna laster i kupan. De arbetar hårdare och behöver mer energi. Därför matas de av ambina med protein (bibröd) i stället för nektar. Växtharts, som blir propolis när det blandas med saliv och vax, samlas mycket mer sällan men är viktigt för att fylla sprickor och hål i bikupans väggar och för dess antibakteriella egenskaper (Simone-Finstrom et al., 2017). Propolis bärs också i pollenkorgarna men är så klibbiga att de äldre arbetsbina måste hjälpa till att dra av lasset.

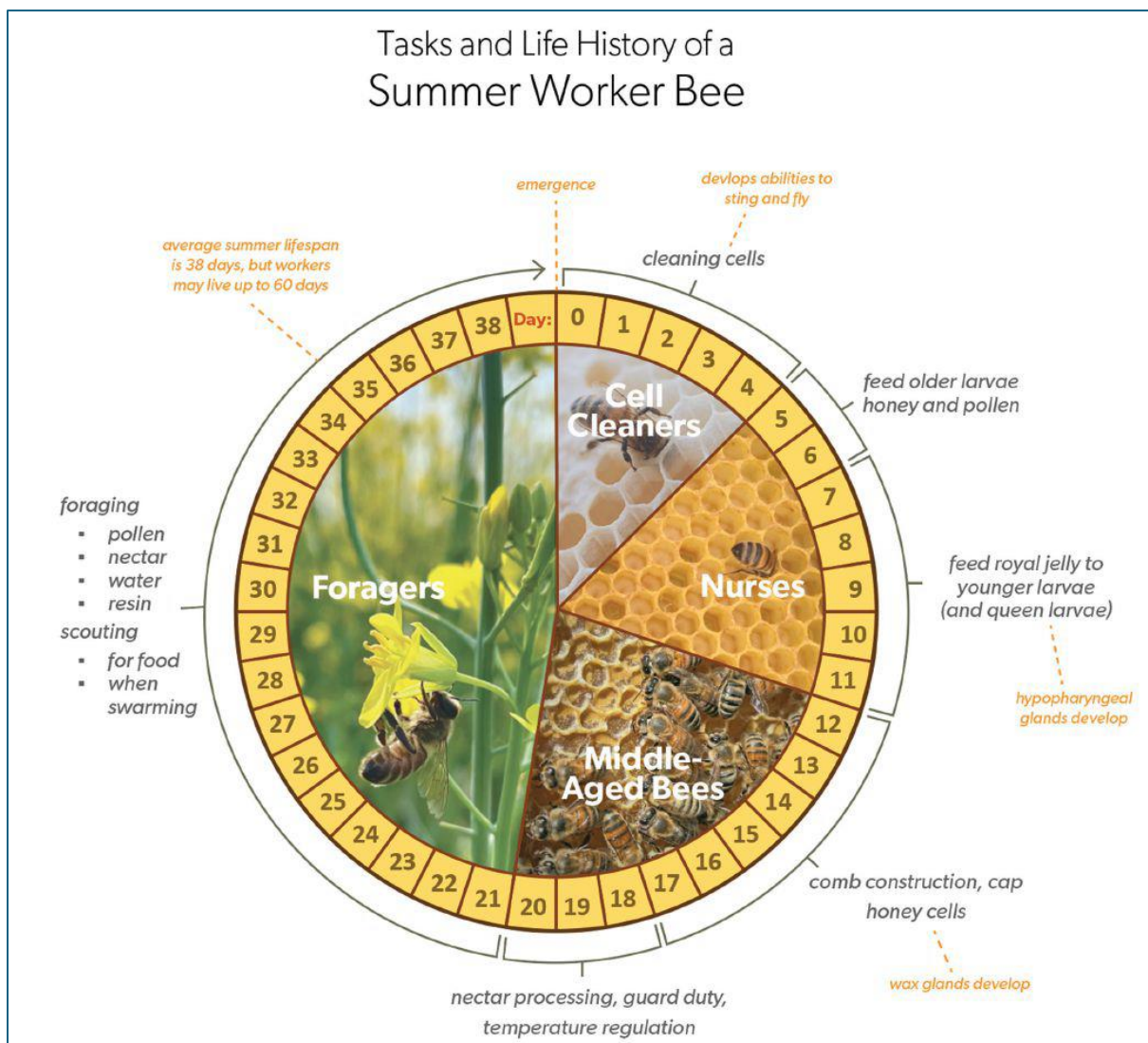


Bild: Kayla De Jong

Vinterbin

Vinterbin går inte att sortera in under de fyra uppgiftsdefinierade ålderskategorierna som nämnts ovan (sommARBinas livscykel). I stället anses de vara en separat grupp (Johnson 2010). Drottningen kommer inte att fortsätta producera yngel i kallare temperaturer, men vinterbin, från ägg som läggs på sensommaren eller tidig höst, kan överleva en hel vinter i tempererade områden. De genomsnittliga vinterbiets livslängd är från 100 till över 200 dagar – delvis eftersom det tar mycket längre tid för ett vinterbi att åldras eftersom de inte flyger så mycket (Mattila et al., 2001, Winston 1987). Till skillnad från sommarbin är vinterbins uppgifter som termoreglering, utfodring, drottning skötsel och yngelvård tidigt på våren, inte uppdelat efter ålder — Vilket vinterbi som helst kan utöva alla uppgifter (Johnson 2010). Vinterbin skiljer sig åt fysiskt från sommarbin.



De har hypofaryngiala körtlar som inte försämras när de åldras, vilket resulterar i fortsatt förmåga att producera fodersaft. De har större fettkroppar som fungerar som förstärkta energireserver för att utöva värmegenerande vibrationer under många månader (Brejcha et al., 2023). När en drottning återupptar äggläggning på vårvintern kommer de överlevande vinterbina att börja mata de första larvgenerationer för att sedan övergå till att hämta hem föda så snart de kan. När nästa generation utvecklas enligt åldersstrukturen som är typisk för sommarbin och ersätter vinterbina, påbörjas ännu ett år för bisamhället.

Vikten av en jämn åldersfördelning

Helt klart är en jämn åldersfördelning under sommarhalvåret nödvändigt för att bibehålla ett friskt bisamhälle. Vad händer då om åldersfördelningen inte är jämn?

Yttre temperaturer kan påverka arbetsfördelningen i kupan. En längre sommarperiod av dåligt väder, där drottningen går ner i äggläggningen, kan leda till att ambina inte åldras. En massförlust av dragbin kan leda till att arbetsbin från olika åldersgrupper anpassar sina aktiviteter utifrån deras uppfattning om bisamhällets behov. Yngre bin kan accelerera deras utveckling och börja ta på sig senare uppgifter vid en tidigare ålder (Perry et al., 2015). Dragbin kan också gå tillbaka till tidigare uppgifter om det saknas arbetsbin i kupan (Robinson et al., 1992). Övergångarna är inte lätta, ty biet är inte fysiologiskt optimerad för att göra något som den inte anpassad till. Äldre arbetsbin som tvingas bli dragbin för snabbt är tyngre och flyger inte lika bra. De är mer benägna att misslyckas med att återvända med nektar, vatten, pollen eller harts (Ruepell 2007, Perry et al., 2015). Även ett dragbi som behöver återgå till att producera fodersaft för att mata sina systrar, har hypofaryngiala körtlar som är mindre effektiva (Robinson et al., 1992).

Väderförhållanden är inte den enda orsaken till att bin kan påskynda sin utveckling. Vissa sjukdomar, såsom *Nosema ceranae*, är kända för att påskynda åldrandet, vilket påverkar de för unga dragbina genom minskad skörd samt kortare livslängd (Goblirsch et al., 2013). Exponering för bekämpningsmedel som neonikotinoider kan också ha liknande effekter (Colin et al., 2019). Ett annat problem med för unga dragbin är att de potentiellt kan föra med sig sjukdomar eller föroreningar in till ynglet då det förvirrat kan komma att både flyga efter föda och fortsätta in i kupan för bearbeta nektarn och fylla honungsceller. Bisamhället är normalt strukturerad så att det finns en social separation mellan arbetsbin som förblir i kupan och de som flyger ut ur bikupan. Genom denna mekanism förblir drottningen, yngel och de bin som tar hand om dem, skyddade från yttre sjukdomar och patogener (Laomettachit et al., 2021). Man kan säga att även om bisamhället kan klara av störningar i åldersstrukturen, är en jämn åldersfördelning alltid bäst för bisamhällets välmående.



Vid Pennan för friskabin.se: Johanna Adolfsson

Översatt text från American Bee Journal - mars/april 2024 Kayla DeJoung

Källor:

Arathi, H.S., Burns, I. and Spivak, M. (2003). Ethology of Hygienic Behaviour in the Honey Bee *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae): Behavioural repertoire of Hygienic bees. *Ethology*, 106, 365-379. <https://doi-org.login.ezproxy.library.ualberta.ca/10.1046/j.1439-0310.2000.00556.x>

Basile, R., Pirk, C.W., & Tautz, J. (2008). Trophallactic activities in the honeybee brood nest-heaters get supplied with high performance fuel. *Zoology (Jena, Germany)*, 111(6), 433–441. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2007.11.002>

Breed, M.D., Robinson, G.E. & Page, R.E. (1990). Division of labor during honey bee colony defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27, 395–401. <https://doi.org/10.1007/BF00164065>

Brejcha, M., Prušáková, D., Sáblová, M., Peska, V., Černý, J., Kodrík, D., Konopová, B., & Čapková Frydrychová, R. (2023). Seasonal changes in ultrastructure and gene expression in the fat body of worker honey bees. *Journal of insect physiology*, 146, 104504. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2023.104504>

Bujok, B., Kleinhenz, M., Fuchs, S. & Tautz, J. (2002). Hot spots in the bee hive. *Naturwissenschaften* 89, 299–301. <https://doi.org/login.ezproxy.library.ualberta.ca/10.1007/s00114-002-0338-7>

Colin, T., Meikle, W. G., Wu, X., & Barron, A. B. (2019). Traces of a Neonicotinoid Induce Precocious Foraging and Reduce Foraging Performance in Honey Bees. *Environmental science & technology*, 53(14), 8252–8261. <https://doi.org/10.1021/acs.est.9b02452>

Corby-Harris, V., & Snyder, L.A. (2018). Measuring Hypopharyngeal Gland Acid Size in Honey Bee (*Apis mellifera*) Workers. *Journal of visualized experiments*, (139), 58261. <https://doi.org/10.3791/58261>

Degen, J., Kirbach, A., Reiter, L., Lehmann, K., Norton, P., Storms, M., Koblöfsky, M., Winter, S., Georgieva, P.B., Nguyen, H., Chamkhi, H., Greggers, U., & Menzel, R. (2015). Exploratory behaviour of honeybees during orientation flights. *Animal Behaviour*, 102, 45-57, <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.12.030>

Dukas, R. (2008). Mortality rates of honey bees in the wild. *Insectes Sociaux*, 55, 252–255. <https://doi.org/10.1007/s00040-008-0995-4>

Goblirsch, M., Huang, Z.Y., & Spivak, M. (2013). Physiological and Behavioral Changes in Honey Bees (*Apis mellifera*) Induced by *Nosema ceranae* Infection. *PLOS ONE*, 8(3), e58165. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058165>

Harrison, J.M. (1986). Caste-Specific Changes in Honeybee Flight Capacity. *Physiological Zoology*, 59(2), 175–187. <http://www.jstor.org/stable/30156031>

Herold, R.C., & Borei, H. (1963). Cytochrome changes during honey bee flight muscle development. *Developmental Biology*, 8, 67–79. [https://doi.org/10.1016/0012-1606\(63\)90026-5](https://doi.org/10.1016/0012-1606(63)90026-5)

Jaycox, E.R., Skowronek, W., & Gwynn, G. (1974). Behavioral Changes in Worker Honey Bees (*Apis mellifera*) Induced by Injections of a Juvenile Hormone Mimic. *Annals of the Entomological Society of America*, 67(4), 529-534. <https://doi.org/10.1093/aesa/67.4.529>



- Johnson, B.R. (2010).** Division of labor in honeybees: form, function, and proximate mechanisms. *Behavioral ecology and sociobiology*, 64(3), 305–316. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0874-7>
- Laomettachit, T., Liangruksa, M., Term saithong, T., Tangthanawatsakul, A., & Duangphakdee, O. (2021).** A model of infection in honeybee colonies with social immunity. *PLOS ONE*, 16(2), e0247294. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247294>
- Liang, Z.S., Nguyen, T., Mattila, H.R., Rodriguez-Zas, S.L., Seeley, T.D., & Robinson, G.E. (2012).** Molecular Determinants of Scouting Behavior in Honey Bees. *Science*, 335, 1225–1228. DOI:10.1126/science.1213962
- Harris, J. & Otis, G. (2001).** Timing of production of winter bees in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Insectes Sociaux*, 48, 88–93. <https://doi.org/10.1007/PL00001764>
- Moore, A.J., Breed, M.D., & Moor, M. J. (1987).** The guard honey bee: Ontogeny and behavioural variability of workers performing a specialized task. *Animal Behaviour*, 35(4), 1159–1167. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80172-0](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80172-0)
- Perry, C.J., Søvik, E., Myerscough, M.R., & Barron, A.B. (2015).** Rapid behavioral maturation accelerates failure of stressed honey bee colonies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(11), 3427–3432. <https://doi.org/10.1073/pnas.1422089112>
- Prado, A., Requier, F., Crauser, D., Le Conte, Y., Bretagnolle, V., & Alaux, C. (2020).** Honeybee lifespan: the critical enemy of Sciences of the United States of America, 118(31), e2103605118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2103605118>
- Southwick, E.E., & Heldmaier, G. (1987).** Temperature Control in Honey Bee Colonies. *BioScience*, 37(6), 395–399. <https://doi.org/10.2307/1310562>
- Trumbo, S., Huang, Z.Y. & Robinson, G. (1997).** Division of labor between undertaker specialists and other middle-aged workers in honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 151–163. <https://doi.org/10.1007/s002650050374>
- Von Frisch, K., & Lindauer, M. (1956).** The “Language” and Orientation of the Honey Bee. *Annual Review of Entomology* 1956, 1(1), 45–58. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.01.010156.000401>
- Wagoner, K., Millar, J.G., Keller, J., Bello, J., Waiker, P., Schal, C., Spivak, M., & Rueppell, O. (2021).** Hygiene-Eliciting Brood Semiochemicals as a Tool for Assaying Honey Bee (Hymenoptera: Apidae) Colony Resistance to *Varroa* (Mesostigmata: Varroidae). *Journal of Insect Science*, 21(6), 4; 1–13. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab064> role of pre-foraging stage. *Royal Society Open Science*. 7200998200998 <http://doi.org/10.1098/rsos.200998>
- Pratt, S.C. (2004).** Collective control of the timing and type of comb construction by honey bees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 35, 193–205. <https://doi.org/10.1051/apido:2004005>
- Robinson G.E. (1992).** Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology*, 37, 637–665. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.003225>
- Robinson, G.E. (1985).** Effects of a juvenile hormone analogue on honey bee foraging behaviour and alarm pheromone production. *Journal of Insect Physiology*, 31, 277–282. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(85\)90003-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(85)90003-4)



Robinson, G.E., Page, R.E. Jr., Strambi, C. & Strambi, A. (1992). Colony Integration in Honey Bees: Mechanisms of Behavioral Reversion. *Ethology*, 90, 336-348. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1992.tb00844.x>

Rueppell, O., Bachelier, C., Fondrk, M.K., & Page, R.E., Jr (2007). Regulation of life history determines lifespan of worker honey bees (*Apis mellifera* L.). *Experimental gerontology*, 42(10), 1020–1032. <https://doi.org/10.1016/j.exger.2007.06.002>

Seeley, T.D. (1995). *The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies.* President and Fellow, Harvard College.

Seeley, T.D. (1992). The tremble dance of the honey bee: message and meanings. *Behavioral and Ecological Sociobiology* 31, 375–383. <https://doi.org/10.1007/BF00170604>

Simone-Finstrom, M., Borba, R.S., Wilson, M., & Spivak, M. (2017). Propolis Counteracts Some Threats to Honey Bee Health. *Insects*, 8, 46. <https://doi.org/10.3390/insects8020046>

Smith, M.L., Napp, N., & Petersen, K.H. (2021). Imperfect comb construction reveals the architectural abilities of honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences*

Winston, M.L. (1987). *The Biology of the Honey Bee.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.