

Науковий вісник Львівського національного університету
ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького.
Серія: Сільськогосподарські науки

Scientific Messenger of Lviv National University
of Veterinary Medicine and Biotechnologies.
Series: Agricultural sciences

ISSN 2519–2698 print
ISSN 2707-5834 online

doi: 10.32718/nvlvet-a10028
<https://nvlvet.com.ua/index.php/agriculture>

UDC 638.19:638.1:633.31

Features of fat body development in the body of honey bees

Yu. Kovalskyi✉, V. Zhmur

Stepan Gzhytskyi National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies Lviv, Ukraine

Article info

Received 26.02.2024
Received in revised form
27.03.2024
Accepted 28.03.2024

Stepan Gzhytskyi National
University of Veterinary Medicine
and Biotechnologies Lviv,
Pekarska Str., 50, Lviv,
79010, Ukraine.
Tel.: +38-067-938-54-13
E-mail: prikarpatmed@ukr.net

Kovalskyi, Yu., & Zhmur, V. (2024). Features of fat body development in the body of honey bees. Scientific Messenger of Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural sciences, 26(100), 179–183. doi: 10.32718/nvlvet-a10028

The fat body is considered an organ that contains a conglomerate of proteins and fats and acts similar to the liver of mammals. It is loose tissue that is involved in some metabolic functions. One of these functions is to store and release energy in response to energy needs. The article presents data on the development of trophocytes of the fat body of the honey bee and factors that affect the process of lipolysis and lipogenesis. These processes are related to the technological methods of keeping bee colonies. The purpose of the work was to study patterns and factors that affect the growth and development of the structural elements of the fat body. For this, honeycombs with sealed brood were taken from the nest for incubation. After leaving the cells, the selected bees were placed in the nest of the bee colony. Marked bees were selected every 3 days. Histological preparations of various parts of the fat body were studied up to 21 days inclusive. According to research, trophocytes differ from enocytes in their larger size. These rounded cells have a distinct membrane and granular cytoplasm. In the cytoplasm, mostly oval-shaped vacuoles were found, which are filled with energetic and plastic substances, while others are empty. The age-related dynamics of the length of fat body trophocytes was studied. It was found that at the exit from the cell, they are the smallest and amount to an average of $50.12 \pm 3.18 \mu\text{m}$. With an increase in the activity of enzymes of the intestinal tract, an increase in the morphometric indicators of fat cells is observed. The maximum indicators of the length of trophocytes of the pericardial zone of the fat body were found in 15 daily bees. Measurement of the length of fat cells during this period shows that compared to diurnal bees, trophocytes are larger by 34.6 % ($P < 0.001$). After 14 days, a gradual regression of the morphometric indicators of trophocytes is noted. The article analyzes the role of the fat body in the life of the honey bee.

Key words: honey bees, fat body, trophocytes, fat body functions, bee nutrition.

Особливості розвитку жирового тіла в організмі медоносних бджіл

Ю. В. Ковальський✉, В. В. Жмур

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького, м. Львів, Україна

Жирове тіло вважається органом, який містить конгломерат білків і жирів та діє подібно до печінки ссавців. Це тканина, яка бере участь у деяких метаболічних функціях. Однією з цих функцій є депонування та вивільнення енергії у відповідь на енергетичні потреби. У статті наведено дані щодо розвитку трофоцитів жирового тіла медоносної бджоли та фактори, які впливають на процес ліполізу та ліпогенезу. Ці процеси пов'язані з технологічними методами утримання бджолиних сімей. Метою роботи було вивчення закономірностей та факторів, які впливають на ріст і розвиток структурних елементів жирового тіла. Для цього з гнізда виїмали стільники з запечатаним розплодом для інкубації. Після виходу бджіл з комірок їх поміщали в гніздо бджолиної сім'ї. Кожені 3 доби проводили відбір мічених бджіл. До 21 доби включно вивчали гістопрепарати різних частин жирового тіла. Згідно з дослідженнями трофоцити відрізняються від еноцитів більшим розміром. Ці округлі клітини відрізняються чіткою оболонкою та зернистою цитоплазмою. У цитоплазмі виявлено вакуолі переважно овальної форми, які наповнені енергетичним та пластичними речовинами, а інші порожні. Досліджено вікову динаміку довжини трофоцитів жирового тіла. Виявлено, що при виході з комірки вони найменші і становить в середньому $50,12 \pm 3,18$ мкм. Зі збільшенням активності ензимів кишкового тракту спостерігається збільшення морфометричних показників жирових клітин. Максимальні показники довжини трофоцитів перикар-

діальної зони жирового тіла виявлено в 15 добових бджіл. Вимірювання довжини жирових клітин у цей період показує, що порівняно з добовими бджолами трофоцити більші на 34,6 % ($P < 0,001$). Після цього періоду спостерігається поступовий регрес морфометричних показників трофоцитів. У статті проаналізовано роль жирового тіла в житті медоносної бджоли.

Ключові слова: медоносні бджоли, жирове тіло, трофоцити, функції жирового тіла, живлення бджіл.

Вступ

Поміж усіх внутрішніх органів важливу роль у житті медоносної бджоли відіграє жирове тіло. Цей орган бере участь у різноманітних фізіологічних процесах. Основна роль жирового тіла пов'язана з депонуванням деяких речовин і вивільненням енергії у відповідь на енергетичні потреби. Жирове тіло комах є поліфункціональним органом. За останні роки показано, що жирове тіло – це орган, де відбувається біосинтез і трансформування білків, жирів і вуглеводів. У даний час відомо, що воно є місцем синтезу складних ефірів, що входять до складу воску, естераз, проліну та вітелогеніну. Крім того, це орган біосинтетичної та метаболічної активності (Arrese & Soulages, 2010). Як у передімагінальний період, так і в дорослій фазі жирове тіло бере участь у накопиченні токсичних матеріалів, таких як урати (Dalal & Aljedani, 2018). Забезпечення енергією вважається основним напрямком ліпідного обміну. Особливо гостро ці процеси відбуваються у періоди стресових ситуацій, наприклад, відсутності корму (Keller et al., 2005). Тривалість життя медоносних бджіл позитивно корелює з розвитком жирового тіла. Процеси ліполізу та ліпогенезу тісно пов'язані з технологічними методами утримання бджолиних сімей. Розуміння механізмів накопичення та виділення енергії лежать в основі отримання максимальної продукції (Kovalskyi et al., 2023). Тому для виявлення біологічних можливостей росту бджолиної сім'ї, необхідно знати основні фактори, які впливають на розвиток жирового тіла.

Мета дослідження

Метою роботи було вивчення закономірностей та факторів, які впливають на ріст і розвиток структурних елементів жирового тіла.

Матеріал і методи досліджень

Робота виконана впродовж 2021–2023 років на кафедрі технології виробництва та переробки продукції дрібних тварин Львівського національного університету ветеринарної медицини та біотехнологій імені С. З. Гжицького. У дослідженнях використовувались бджоли карпатської породи. Усі сім'ї сформовані за методом аналогів. Плідні матки вирощені від однієї материнської сім'ї. Бджолині сім'ї утримувались у багатокорпусних вуликах. На початок досліджень кількість вуглеводного корму становила 8,0 8,5 кг. У гніздах містилось по 2 пергові рамки. Для вивчення вікової динаміки на функціональний стан жирового тіла медоносних бджіл ми підібрали 4 бджолині сім'ї. Відбір новонароджених бджіл здійснювали зі стільників, які попередньо з гнізда встановлювали у термостат. Інкубація здійснювалась за температури

35 °С. Після виходу бджіл з комірок їх у кількості 20 особин мітили для того, щоб знати дату народження. Після мічення бджіл повертали у гніздо однієї сім'ї. Кожні три доби з гнізда проводили відбір мічених бджіл для досліджень. На 21 добу відбір проб було завершено. Бджоли, взяті з сім'ї для дослідження, присиплялися хлороформом і надалі протягом усього часу їх вивчення зберігалися в морозильній камері. Знерухомлені особини занурювали до половини тіла у гарячий віск. Після його застигання бджіл препарували для досліджень жирового тіла. Для цього пінцетом видаляли травний канал разом з останнім стернітом черевця. Після цього проводили два паралельні зрізи по лінії з'єднання тергітів зі стернітами. Попередньо перед фіксацією матеріалу проводилася оцінка ступеня розвитку жирового тіла. Частину досліджуваного матеріалу фіксували у фіксаторі Буена (24 години). Після використання фіксатора матеріал промивали у змінних порціях 70 ° спирту до його цілковитого знебарвлення. Зафіксовані зразки заливали в парафінові блоки за методом Horal's'kyu et al. (2008). Зрізи товщиною 7 мкм готували на санному мікротомі. Парафінові зрізи фарбували метиленовим синім. Для того, щоб результати були достовірними, у всіх випадках вимірювання проводили на поперечних зрізах четвертого сегмента черевця. Жирові клітини вимірювали в перикардальній області, а еноцити – в стернальній (де вони численніші). Вимірювалися лише ті клітини, у яких зріз проходив через ядро клітини.

Весь цифровий матеріал досліджень піддавали статистичній обробці з використанням стандартного програмного забезпечення "StatPlus 2008". Відмінності між середніми показниками бджіл дослідної групи до контрольної вважали статистично достовірними при $P < 0,05$ – *; $P < 0,01$ – **; $P < 0,001$ – ***.

Результати та їх обговорення

Жирове тіло бджіл вивчалось на поперечних зрізах черевця, що дозволило розглянути його топографію. Топографічно жирове тіло медоносної бджоли поділяється на дві частини: периферійну та внутрішню. Периферійне жирове тіло розміщене під гіподермою і поділяється на тергітну та стернітну частини. Своєю чергою тергітна частина спинної діафрагми ділиться на перикардальну та латеральні зони. У топографічному плані всі частини дещо відрізняються одна від одної. Внутрішнє жирове тіло розміщене навколо внутрішніх органів. Тергітною частиною вважають зону від правого зчленування тергіту з стернітом, що проходить через зону перикарда до лівого зчленування тергіту з стернітом. Жирове тіло перикардальної зони характеризується тим, що в ньому виявляються більші жирові клітини. У цій частині складчастість жирового тіла у міру його розвитку проявляється більше. Межі цієї зони чітко визначені спинною діаф-

рагмою. Латеральні частини розташовані між спинною та червеною діафрагмою. Жирове тіло цієї зони так само, як і жирове тіло, перикардiale може бути одношаровим і багатшаровим, але воно має меншу протяжність. Стернітна частина прилягає до стерніту. Жирове тіло цієї зони бере участь у процесах восковиділення, оскільки розміщене біля воскових залоз.

До структурних компонентів жирового тіла належать трофоцити та еноцити. Інколи в полі зору трапляються клітини гемолімфи. Трофоцити (інколи некоректно називають адипоцитами) мають мезодермальне походження, тимчасом як еноцити – ектодермальне. Внаслідок цього вони мають різне фізіологічне призначення, тому відрізняються морфологічною будовою (рис. 1).

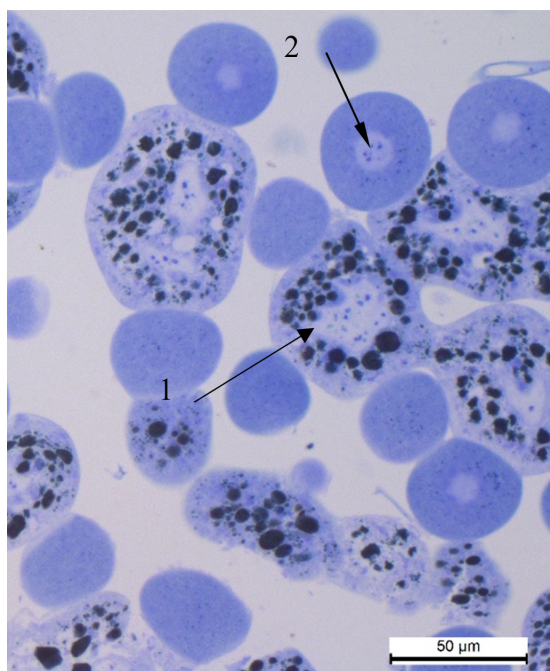


Рис. 1. Гістологічна будова жирового тіла медоносної бджоли: 1 – трофоцити, 2 – еноцити (Збільшення: об. 60 х ок. 7, фарбування: метиленовий синій)

Згідно з даними рис. 1 можна зауважити, що трофоцити відрізняються від еноцитів більшим розміром. За формою вони округлі, але у більшості випадків овальні, хоча існують жирові клітини і неправильної форми. У трофоцитів оболонка чітка. У своєму складі вони мають кілька округлих ядер. Цитоплазму можна охарактеризувати як зернисту. При огляді гістопрепаратів можна побачити велику кількість вакуолей переважно овальної форми. Причому одні наповнені ліпідними та білковими речовинами, а інші порожні. У товщі цитоплазми добре проглядаються глікогенові включення (Arrese & Soulages, 2010). Вони мають вигляд дрібних крапель. Надлишок енергії зберігається у вигляді триацилгліцеридів в краплях ліпідів під час ліпогенезу. Коли потрібна енергія, накопичені триацилгліцериди гідролізуються шляхом активації ліполітичних шляхів. Інші клітини жирового тіла еноцити також округлої форми. Вони мають одне ядро. Однак розміри значно менші порівняно з тро-

фоцитами. Еноцити є ймовірним джерелом вуглеводнів бджолиного воску.

Розміри структурних клітин жирового тіла не мають постійних величин. Зокрема розмір трофоцитів в основному залежить від віку бджоли (рис. 2).

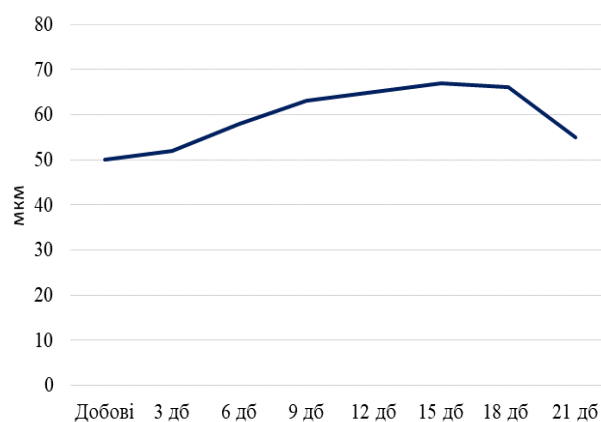


Рис. 2. Довжина трофоцитів перикардialeї зони жирового тіла, мкм

Після виходу з комірок морфометричні показники жирових клітин є найменші. При дослідженні жирового тіла перикардialeї зони довжина трофоцитів у цей час становить в середньому $50,12 \pm 3,18$ мкм. Після досягнення тридобового віку у бджіл змінюються особливості травлення. Молоді особини починають споживати пергу, яка є джерелом не тільки протеїнів, а й ліпідів. Внаслідок цього відбувається збільшення трофоцитів не тільки в довжину, а й у ширину. Особливо ця динаміка наглядно проявляється у 6-добових бджіл. Порівняно з добовими бджолами довжина жирових клітин збільшується на 17,6 % ($P < 0,001$). Зі збільшенням активності ензимів кишкового тракту спостерігається збільшення морфометричних показників трофоцитів у віковій динаміці. Так у 9- і 12-добових бджіл довжина жирових клітин становить у середньому $63,7 \pm 6,12$ та $65,66 \pm 5,09$ мкм. Порівняно з трофоцитами добових бджіл у 9- і 12-добових бджіл жирові клітини більші на 27,0 % ($P < 0,001$) і 31,0 % ($P < 0,001$). Максимальні показники трофоцитів перикардialeї зони жирового тіла виявлено в 15-добових бджіл. Вимірювання довжини жирових клітин у цей період показує, що порівняно з добовими бджолами трофоцити більші на 34,6 % ($P < 0,001$). Їхня довжина коливається в межах від 60,1 до 71,3 мкм. Наступні вимірювання показали поступовий регрес морфометричних показників. Так у 18-добових бджіл розмір трофоцитів у середньому становить $66,74 \pm 5,59$ мкм. У 21-добових виявлено найдрібніші трофоцити. Порівняно з максимально розвиненими трофоцитами 15-добових бджіл, їхня довжина зменшилась на 17,7 % ($P < 0,001$). Таке зменшення морфометричних показників, очевидно, пов'язане з тим, що бджоли починають брати участь у зборі нектару. При цьому льотні бджоли менше споживають пергу, а їхні ензими особливо протеолітичного спектру знижують свою активність.

З фізіологічного погляду розмір трофоцитів відіграє важливу роль, оскільки у медоносних бджіл енергія зберігається в жирових клітинах у вигляді глікогену та тригліцеридів. Відомо, що ліпіди є основним жировим компонентом тіла і понад 90 % ліпідів, що зберігаються, є тригліцеридами. Тригліцериди синтезуються з харчових вуглеводів, жирних кислот або білків. При цьому в цитоплазмі трофоцитів у вакуолях зберігаються ліпідні запаси у вигляді ліпідних крапель. Жирові клітини тіла не тільки контролюють синтез і використання енергетичних запасів – жиру та глікогену, а й синтезують більшість білків гемолімфи та циркулюючих метаболітів. Більшість білків використовуються як резервуар амінокислот для морфогенезу. Жировим тілом секретується вітелогенін, який вважається основним білком жовтка, що бере участь у дозріванні яйцеклітини (Arrese et al., 2006; Arrese & Soulages, 2010). За хімічною природою він має такий склад: 2 % вуглеводів, 7 % ліпідів, 91 % протеїнів (Wheeler & Kawooya, 2005). Цей фосфогліколіпопротеїн становить 30–50 % білкової фракції гемолімфи. Повідомляється, що його кількість позитивно корелює з тривалістю життя медоносних бджіл (Guidugli et al., 2005; Münch & Amdam, 2010). У цьому органі відбувається більша частина проміжного метаболізму бджоли, включаючи ліпідний, вуглеводний обмін і азотистий обмін. Слід розуміти, що метаболічні процеси є специфічними для певної стадії, наприклад синтез, секреція, депонування білків гемолімфи в організмі личинки або синтез вітелогеніну у дорослих бджіл. Щоб виконувати численні метаболічні функції для задоволення фізіологічних потреб під час розвитку, жирове тіло повинно мати можливість інтегрувати сигнали від інших органів. Багато з цих функцій регулюються гормонально і, таким чином, жирове тіло є органом-мішенню кількох адипокінетичних гормонів (Gade, 2004). Водночас жирове тіло реагує на метаболічні потреби самого органу. Тому кілька метаболічних процесів у жировому тілі мають бути тісно пов'язані з низкою метаболічних шляхів. Рівень запасів поживних речовин, накопичених у жировому тілі, змінює кілька важливих аспектів життя, таких як швидкість росту, час метаморфозу та розвиток яєць (Mirth & Riddiford, 2007; Arrese & Soulages, 2010). На додаток до своєї ролі, пов'язаної зі зберіганням і використанням поживних речовин, жирове тіло є ендокринним органом (Hoshizaki et al., 2005), виробляє кілька антимікробних пептидів (Ferrandon et al., 2007) і бере участь у детоксикації метаболізму азоту та деяких пестицидів (Arrese & Soulages, 2010). Жирове тіло – це порівняно великий орган, розподілений по всьому тілу, переважно під екзоскелетом. При цьому він оточує кишечник і репродуктивні органи (Ciudad et al., 2007; Dalal & Aljedani, 2018). На відміну від твердої структури печінки, жирове тіло медоносної бджоли являє собою пухку структуру. Зазвичай орган складається з тонких часточок, які омиваються гемолімфою. Це особливо критично в умовах надзвичайної потреби в енергії, таких як політ комах, при якому швидкість метаболізму збільшується в 50–100 разів (Beenackers et al., 1984). У жировому тілі відбувається поповнення енергетичних субстратів, таких як трега-

лоза та пролін. Вони використовуються з жирового тіла під час польоту бджоли з тої причини, що в грудних м'язах присутні лише невеликі кількості попередників енергії (Beenackers et al., 1984). Синтез білка є одним із найбільш енерговитратних клітинних процесів, який споживає приблизно 50 % загальної клітинної енергії. Таким чином, обмеження синтезу білка у льотних бджіл розглядається як адаптаційний механізм для економії енергії як на індивідуальному рівні, так і на рівні бджолиної сім'ї (Dalal & Aljedani, 2018). Функція жирового тіла може змінюватись на різних етапах життя. За таких умов проведені нами дослідження вказують, що у цей час його цитологічний вигляд може різко змінитися. Основною клітиною жирового тіла є трофоцит, який характеризується наявністю численних ліпідних вакуолей. Тригліцериди є основним їхнім компонентом, і в кінці періоду живлення ліпідні краплі займають більшу частину внутрішньоклітинного простору разом з глікогеном і білковими гранулами. На більшості зрізів еноцити можна знайти розподіленими серед трофоцитів. Це спеціалізовані клітини, які можуть бути пов'язані або з клітинами епідермісу, або з клітинами жиру, функція яких пов'язана з синтезом кутикулярних ліпідів, білків і вуглеводів (Lockey, 1988). Ліпіди жирового тіла зазвичай виділяються в гемолімфу у вигляді диацилгліцерину, що транспортується до тканин ліпопротеїном, який низивається ліпофорин (Van der Horst et al., 2012). Розвиток цієї тканини відіграє основну роль у період підготовки до гіпобіозу. У бджіл, які формують зимовий клуб, жирове тіло краще розвинене порівняно з літньою генерацією. При цьому вважається, що його розмір і розвиток прямопропорційно впливає на показники імунного статусу (Münch & Amdam, 2010). У зв'язку з цим особливо занепокоєння викликає повідомлення дослідників про те, що кліщ *Varroa* використовує жирове тіло як своє основне джерело живлення (Ramsey et al., 2019). Більшість досліджень висвітлює ріст і розвиток жирового тіла залежно від складу раціону (Van der Horst et al., 2012). Повідомляється, що споживання квіткового пилку супроводжується збільшення кількості пластичних речовин жирового тіла будь-якої генерації (Messan et al., 2018). Залишається актуальним питання впливу якості корму на розвиток жирового тіла як основного імуномодельючого органу бджіл.

Висновки

Морфометричні показники клітин жирового тіла залежать від топографічної зони розміщення, віку бджіл, сезону, впливу стрес фактора та рівня годівлі. Найдрібніші жирові клітини виявлено у літніх бджіл при виході з комірок. Максимальні показники довжини трофоцитів перикардіальної зони жирового тіла виявлено в 15-добових бджіл. Вимірювання довжини жирових клітин у цей період показує, що порівняно з добовими бджолами трофоцити більші на 34,6 % ($P < 0,001$). Після 14 діб спостерігається поступовий регрес морфометричних показників трофоцитів.

Відомості про конфлікт інтересів

Автори стверджують про відсутність конфлікту інтересів.

References

- Arrese, E. L., Patel, R. T., & Soulages, J. L. (2006). The main triglyceride-lipase from the insect fat body is an active phospholipase A(1): identification and characterization. *J Lipid Res.*, 47(12), 2656–2667. DOI: 10.1194/jlr.M600161-JLR200.
- Arrese, E., & Soulages, J. (2010). Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. *Annu Rev Entomol.*, (55), 207–225. DOI: 10.1146/annurev-ento-112408-085356.
- Beenackers, A., Vanderhorst, D., & Vanmarrewijk, W. (1984). Insect flight metabolism. *Insect Biochem.*, 14, 243–260. DOI: 10.1016/0020-1790(84)90057-X.
- Ciudad, L., Bellés, X., & Piulachs, M. D. (2007). Structural and RNAi characterization of the German cockroach lipophorin receptor, and the evolutionary relationships of lipoprotein receptors. *BMC Mol Biol.*, 8, 53. DOI: 10.1186/1471-2199-8-53.
- Da Cruz Landim, C. (1985). Histological and cytological studies on the fat body of the queen honeybee abdomen during the active oviposition phase. *Rev. Bras. Biol.*, 45, 221–232.
- Dalal, M., & Aljedani, N. (2018). Comparing the Histological Structure of the Fat Body and Malpighian Tubules in Different Phases of Honeybees, *Apis mellifera jemenatica* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Entomology*, 15(3), 114–124. DOI: 10.3923/je.2018.114.124.
- Fedak, V. (2022). Vplyv yakosti kormu na pokaznyky rozvytku voskovydil'noyi zalozy u medonosnykh bdzhil (*Apis Mellifera L.*). *Bdzhil'nytstvo Ukrayiny*, 1(9), 109–113. DOI: 10.46913/beekeepingjournal.2022.9.15 (in Ukrainian).
- Ferrandon, D., Imler, J. L., Hetru, C., & Hoffmann, J. A. (2007). The *Drosophila* systemic immune response: sensing and signalling during bacterial and fungal infections. *Nat Rev Immunol.*, 7(11), 862–874. DOI: 10.1038/nri2194.
- Gade, G. (2004). Regulation of intermediary metabolism and water balance of insects by neuropeptides. *Annu Rev Entomol.*, 49, 93–113. DOI: 10.1146/annurev.ento.49.061802.123354.
- Guidugli, K. R., Nascimento, A. M., Amdam, G. V., Barchuk, A. R. (2005). Vitellogenin regulates hormonal dynamics in the worker caste of a eusocial insect. *FEBS Lett.*, 579(22), 4961–4965. DOI: 10.1016/j.febslet.2005.07.085.
- Horál's'kyy, L. P., Khomych, V. T., Konons'kyy, O. I. (2008). *Osnovy histolohichnoyi tekhniky i morfofunktsional'ni metody doslidzhennya u normi ta pry patolohiyi*. Zhytomyr: Polissya (in Ukrainian).
- Hoshizaki, D. K., Gilbert, L. I., Iatrou, K., & Gill, S. (2005). Fat-cell development. *Complete Molecular Insect Science*, 2, 315–45. DOI: 10.1016/B0-44-451924-6/00025-9.
- Keller, I., Fluri, P., & Imdorf, A. (2005). Pollen nutrition and colony development in honey bees. *Bee World*, 86(1), 3–10. DOI: 10.1080/0005772X.2005.11099641.
- Kovalskyi, Y., Kovalska, L., Druzhbiak, A., Zhmur, V., Gavdan, R., & Klym, O. (2023). Improvement of honey bees for intensification of wax production. *Scientific Messenger of LNU of Veterinary Medicine and Biotechnologies. Series: Agricultural Sciences*, 25(98), 83–86. DOI: 10.32718/nvlvet-a9814.
- Lockey, K. H. (1988). Lipids of the insect cuticle—origin, composition and function. *Comp Biochem Physiol B.*, 89(4), 595–645. DOI: 10.1016/0305-0491(88)90305-7.
- Martins, J. R., Nunes, F. M., Simões, Z. L., & Bitondi, M. M. (2008). A honeybee storage protein gene, hex 70a, expressed in developing gonads and nutritionally regulated in adult fat body. *J Insect Physiol*, 54(5), 867–877. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2008.03.009.
- Messan, M. R., Page, R. E., & Kang, Y. (2018). Effects of vitellogenin in age polyethism and population dynamics of honeybees, 388, 88–107. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2018.09.011.
- Mirth, C. K., & Riddiford, L. M. (2007). Size assessment and growth control: how adult size is determined in insects. *Bio Essays.*, (29)4, 344–355. DOI: 10.1002/bies.20552.
- Münch, D., & Amdam, G. (2010). The curious case of aging plasticity in honey bees. *FEBS Lett*, 584(12), 2496–2503. DOI: 10.1016/j.febslet.2010.04.007.
- Ramsey, S. D., Ochoa, R., Baucha, G., Gulbranson, C., Mowery, J. D., Cohen, A., Lim, D., Joklik, J., Cicero, J. M., Ellis, J. D., Hawthorne, D., vanEngelsdorp, D. (2019). *Varroa destructor* feeds primarily on honey bee fat body tissue and not hemolymph. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 116(5), 1792–1801. DOI: 10.1073/pnas.1818371116.
- Roma, G., & Bueno, O. (2010). Morpho-physiological analysis of the insect fat body. *Micron.*, (41)5, 395–401. DOI: 10.1016/j.micron.2009.12.007.
- Strachecka, A. et al. (2021). Segmentation of the subcuticular fat body in *Apis mellifera* females with different reproductive potentials. *Scientific reports*, 11(1), 13887. DOI: 10.1038/s41598-021-93357-8.
- Van der Horst, D. J., van Hoof, D., van Marrewijk, W. J., Rodenburg, K. W. (2012). Alternative lipid mobilization: the insect shuttle system. *Mol Cell Biochem.*, 239, 113–119. DOI: 10.1023/A:1020541010547.
- Wheeler, D. E., & Kawooya, J. K. (2005). Purification and characterization of honey bee vitellogenin. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 14(4), 253–267. DOI: 10.1002/arch.940140405.