



فرومون‌های زنبوران عسل

۶۵

مؤلفان: Christian W.W. Pirk, Catherine L. Sole, and Robin M. Crewe

مترجم: تقی قاسمی خادمی (کارشناس ارشد معاونت پژوهشی جهاد دانشگاهی واحد استان اردبیل)
(ترجمه‌ی فصل نهم کتاب "زنبوران عسل آسیایی" اثر پروفسور هیبورن و پروفسور رادلف (۲۰۱۱))

Hepburn HR, Radloff SE. ۲۰۱۱. Honeybees of Asia. Springer Heidelberg Dordrecht London New York, 669 p p.

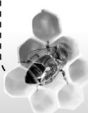
ghasemi_taghi@yahoo.com

در سال ۱۹۷۲ پلام^۱ و برند^۲ ادعان نمودند که حشرات دارای زندگی اجتماعی در سطح عالی بوده و در کلنی این زنبوران دو نوع از زنبوران ماده^۳، شامل یک زنبور ماده ملکه و چندین هزار زنبور ماده کارگر وجود دارد. ملکه‌ی یک کلنی زنبوران عسل مولد اصلی^۴ و در حقیقت بعنوان سرپرست کلنی بشمار می‌رود که توسط فرومون‌های آغارگر^۵ و راه انداز^۶ جنبه‌های مختلف رفتاری زنبوران کارگر را کنترل نموده و از تولید مثل این زنبوران جلوگیری می‌نماید.

در سال ۱۹۷۲ پلام^۱ و برند^۲ ادعان نمودند که حشرات دارای زندگی اجتماعی، دارای یک منبع غنی از ترکیبات فرّار می‌باشند (این موضوع) در ابتدا توسط Rene de Reaumur (1926) در (کتاب) تاریخ طبیعی مورچه‌ها اشاره شده است). در میان این مواد فرار، فرومون‌ها قرار دارند که ترکیبات شیمیایی رها شده بوسیله‌ی یک فرد از یک گونه جهت برقراری ارتباط با سایر افراد از همان گونه استفاده می‌شود. رفتار و موفقیت یک کلنی زنبورعسل اغلب توسط شدت و تکرار پاسخ افراد به این محرک‌ها و پس از آن انجام وظیفه‌ی مربوطه تعیین می‌شود (Pankiw et al).

3. Two female castes
4. Main reproductive
5. Primer
6. Releaser

1. Blum
2. Brand



از سوی دیگر، زنبوران کارگر فعالیت‌های غیر تولید مثلی از قبیل پرورش نوزادان، محافظت لانه و صحرانوردی (چرا کردن^۱) را انجام می‌دهند. تمایز موجود بین زنبوران ماده در یک کلنی در نهایت باعث اختلافات فیزیولوژیکی و رفتاری شده که این اختلاف نیز باعث ایجاد اختلاف در ترکیب فرمون‌های آزاد شده می‌گردد. اختلافات مذکور می‌تواند در ترکیب^۲ غدد آرواره‌ای بالا^۳، غدد دوفور^۴ بعلاوه در فرمون‌های هشدار^۵ و تجمع^۶ دیده شود. فرمون‌های زنبور عسل می‌تواند به دو دسته عمده، شامل فرمون‌های آغازگر و راه انداز تقسیم شوند. فرمون‌های آغازگر فرمون‌هایی هستند که باعث به راه انداختن یا مهار وقایع تکوینی (جنین شناختی)^۷ شده در حالی که فرمون‌های راه انداز بعنوان فرمون‌هایی شناخته می‌شوند که باعث (ایجاد) تغییر در رفتار (فرد) گیرنده می‌شوند. این (مبحث) علاوه بر مشخص نمودن اختلافات ترکیبات فرمونی کاست‌های مختلف (زنبوران عسل)، ارتباط (بین این موضوع) با قابلیت یک کلنی را مشخص می‌نماید.

غدد آرواره‌ای^۸ و غدد Dufour زنبوران عسل (فرمون‌های آغازگر (Primer))

غدد آرواره‌ای^۹ زنبوران عسل

در اکثر موارد، هر دو نوع کاست^{۱۰} ماده‌ها (ملکه و کارگران) در یک کلنی یک ترکیب فرمونی متشکل از چندین ماده‌ی شیمیایی مختلف تولید می‌نمایند. ملکه‌های بارور (ملکه‌هایی که با زنبوران نر جفت‌گیری کرده‌اند یا ملکه‌های غیر بارور) زنبور عسل اروپایی (*Apis mellifera*) دارای دو نوع ترکیب آلیفاتیک مختلف شامل 9-HDA^{۱۱} و 9-ODA^{۱۲} و دو نوع ترکیب آروماتیک دیگر شامل HOB^{۱۳} و HVA^{۱۴} می‌باشند

1. Foraging
2. Composition
3. Mandibular
4. Dufour
5. Alarm
6. Aggregation
7. Developmental events
8. Mandibular glands
9. The Mandibular Glands

۱۰. منظور از واژه‌ی کاست (Caste) نوع یا شکل متفاوت مورفولوژیک حشرات ماده است که در هر یک از گونه‌های حشرات با زندگی اجتماعی دیده می‌شود، بنابراین در این نوشتار منظور از این واژه دو نوع زنبور عسل ماده در کلنی زنبوران عسل (زنبوران ماده کارگر یا زنبور ماده ملکه) می‌باشد (مترجم).

11. ۹-hydroxy-۲-(E)-decenoic acid
12. ۹-keto-۲-(E)-decenoic acid
13. Methyl hydroxybenzoate
14. ۴-hydroxy-۳-methoxyphenylethanol

(Winston and Slessor, 1992). از طرفی زنبوران کارگر دارای (10-HDA^{۱۵})، (10-HDAA^{۱۶}) و diacid^{۱۷} های مخصوص خودشان، شامل (E)-decenedioic (C_{10:1} DA)^{۱۸} و نیز (C_{10:0} DA) decanedioic می‌باشند. همان‌گونه که اشاره شد، هر دو نوع زنبوران ماده قادرند تا ترکیبات آلیفاتیک ماده‌ی نوع دیگر را در مقادیر کم‌تر تولید نمایند. (بطوری که) ملکه‌ها می‌توانند مقادیری از فرمون‌های 10-HDA و نیز 10-HDA^{۱۹} را تولید نموده (Crewe, 1982) و زنبوران کارگر نیز می‌توانند مقادیر بسیار جزئی از فرمون 9-HDA ملکه را تولید نمایند (Plettner et al., 1995). فرمون آرواره‌ای ملکه (QMP^{۲۰}) باعث بروز هر دو نوع پاسخ‌های رفتاری کوتاه مدت و دراز مدت می‌شوند. پاسخ‌های رفتاری کوتاه مدت شامل تشکل زنبوران ملکه در اطراف وی، پایداری توده‌ی کلنی (Morse, 1963؛ Winston and Slessor, 1992) و جذب زنبوران نر (موقع جفت‌گیری) (Butler and Fairey, 1964) می‌باشد، درحالی که پاسخ‌های رفتاری دراز مدت شامل ممانعت از پرورش ملکه می‌باشد که (این موارد در مجموع) توسط فرمون QMP کنترل می‌شوند (Butler, 1954a,b; Pain, 1954; Winston et al., 1990, 1991).

ترکیبات شیمیایی یافت شده در غدد آرواره‌ی بالا^{۲۱}ی زنبوران عسل کارگر اروپایی نیز دخیل در نگهداری غذا و تغذیه‌ی لاروها می‌باشند. (با توجه به این که بیش‌تر اطلاعات درباره‌ی فرمون‌های زنبوران عسل از پژوهش‌های انجام شده بر روی زنبوران عسل اروپایی حاصل شده) ما بحث خود را محدود به این گونه نموده و از این گونه بعنوان (نقطه عطفی) جهت شروع ایده مطالعه فرمون‌های زنبوران عسل استفاده نماییم.

در یک مطالعه پلتنر^{۲۲} و همکاران در سال ۱۹۹۷ ترکیبات آرواره‌ای زنبوران عسل اروپایی را با ترکیبات آرواره‌ای چهار گونه از زنبوران عسل آسیایی آپیس دورساتا^{۲۳}، آپیس فلورا^{۲۴}، آپیس آندرنیفورمیس^{۲۵} و آپیس سیرانا^{۲۶} مورد مقایسه قرار دادند. (نتایج نشان داد که) ملکه‌های این چهار گونه از زنبوران عسل آسیایی محتوی فرمون‌های

9-ODA و 9-HDA

بوده و از بین آن‌ها فقط زنبوران عسل آپیس سیرانا محتوی مقادیر قابل تشخیصی از فرمون آروماتیک 10HOB بودند. (از سوی دیگر)، فرمون-HDA متعلق به زنبوران کارگر، در همه‌ی چهار گونه از زنبوران عسل

15. ۱۰-hydroxy-۲-(E) decenoic acid
16. ۱۰-hydroxydecanoic acid
17. Queen mandibular pheromone
18. Mandibular
19. Plettner
20. *Apis dorsata*
21. *Apis florea*
22. *Apis andreniformis*
23. *Apis cerana*



Crozier, 2007) دلالت بر این دارد که زنبوران عسل دارای لانه‌ی باز، که از لحاظ نیایی خیلی قدیمی‌تر از سایر گونه‌های زنبوران عسل می‌باشند، دارای ترکیب آرواره‌ای ساده‌تری در زنبوران ملکه‌ی خود می‌باشند، که این ترکیب فقط شامل اجزای آلیفاتیک بوده و بعلاوه اختلافات کوچکی بین ترشحات ملکه و زنبوران کارگر وجود دارد. (Plettner et al., 1997) این امر ممکن است دلیلی بر این باشد که اجزاء و کیفیت عملکرد غده‌ی آرواره‌ای نقش قابل توجهی در تاریخ تکاملی جنس آپیس بازی کرده است (Plettner et al., 1997)

فرم‌های غده‌ی دوفور (Dufour)

غده‌ی دوفور اولین بار توسط دوفور^۳ در سال ۱۸۴۱ شرح داده شد. (Trojan, 1930) این غده متصل به اندام یا دستگاه نیش^۴ در زنبوران عسل ماده متعلق به راسته‌ی بال غشاییان^۵ می‌باشد، که ناحیه‌ی مذکور در زنبوران کارگر بطور معمول جهت بروز رفتار دفاعی و در ملکه جهت تولید مثل (تخم ریزی و جفت گیری) استفاده می‌شود. (Katzav-Gozansky et al., 2002; Martin and Jones, 2004). هم‌راستا با جایگاه آناتومیکی این غده، تعدادی عملکرد برای آن فرض شده است که عبارتند از:

- ۱) افزایش اثر سمی زهر زنبور (Carlet, 1890)
 - ۲) روان کننده‌ی حرکت اندام نیش
 - ۳) خنثی سازی ترشح اسید اضافی در اندام نیش (Trojan, 1930; Kerr and de Lello, 1962)
 - ۴) پوشش محافظ برای تخم‌ها (Billen, 1987)
 - ۵) تولید فرمون egg-marking جهت کمک به (بروز رفتار) worker policing^۶. (Ratnieks, 1995).
- در مطالعه‌ی دیگری مارتین^۷ و جونز^۸ در سال ۲۰۰۴ تغییرات شیمیایی

3. Dufour

4. Sting apparatus

5. Hymenopteran

6) در این رفتار، زنبوران پرستار (Nurse bees) تخم‌های غیر لقاح یافته‌ی را که توسط زنبوران عسل کارگر گذاشته می‌شوند، شناسایی و از بین می‌برند که به این رفتار زنبوران عسل پرستار worker policing گفته می‌شود. یک استثنا از این مورد در زنبوران عسل *A. m. capensis* مشاهده شده است. زیرا زنبوران کارگر این زیرگونه دارای تعداد زیادی تخمدان (۱۵ تا ۲۰ عدد) و یک کیسه‌ی ذخیره‌ی اسپرم دارند و در زمان نبودن ملکه یا حتی در حضور آن، قادر بر تولید تخم‌های دیپلوئید می‌باشند، بنابراین فرآیند policing worker در زنبوران عسل متعلق به این زیرگونه رایج نبوده و شواهد ژنتیکی برای آن نیز ارائه شده است (Moritz et al., 1999) (مترجم).

7. Martin

8. Jones

آسیابی یافت شده ولی فرمون HDAA-۱۰ تنها در گونه‌های آپیس سیرانا و آپیس فلورا تشخیص داده شدند. زنبوران عسل کارگر همه‌ی گونه‌ها دارای فرمون‌های 9-HDA, 10-HDAA, 10-HDA, C_{10:0}DA و 9-HDA در غدد آرواره‌ای خود بودند. تنها استثنا از این مورد زنبوران عسل آپیس سیرانا بودند، زیرا این زنبوران تنها گونه‌ای بودند که فرمون‌های 9-ODA و C_{10:1}DA قابل تشخیصی در آن‌ها یافت نگردید. با توجه به اختلافات کمیتی در تولید کلی حاصل از غده‌ی آرواره‌ای، زنبوران عسل آپیس سیرانا و آپیس دورساتا میزان بالایی از ترکیبات شیمیایی (۲۰۰-۳۰۰ میکروگرم) در مقایسه با زنبور عسل اروپایی (۱۵۰-۲۰۰ میکروگرم) تولید می‌نمایند (Billen and Morgan, 1998).

(در مطالعه خود) پلتنر و همکاران (۱۹۹۷) اذعان نمودند که اختلاف کاملاً آشکاری در ترشحات غده‌ی آرواره‌ای بین زنبوران عسل تاریک‌دوست^۱ که در حفره‌ها لانه‌گزینی می‌کنند و زنبوران عسل روشنی‌دوست^۲ که در فضای باز زندگی می‌کنند، وجود دارد. ملکه‌ی گونه‌های زنبور عسل دارای لانه‌ی باز محتوی هیچ ترکیب آروماتیک یا 10-HDAA نمی‌باشند. در حالی که زنبوران کارگر گونه‌های زنبوران عسل تاریک دوست محتوی فرمون 9-ODA، فرمون ویژه‌ی غده‌ی آرواره‌ای ملکه، می‌باشد. درون گروه زنبوران عسل دارای لانه‌ی باز، زنبوران عسل کوچولو، شامل دو گونه‌ی آپیس فلورا و آپیس آندرنیفورمیس اگرچه از لحاظ فیلوژنتیکی دارای قرابت بسیار نزدیکی با یکدیگر می‌باشند (Alexander, 1991)، دارای اختلافات قابل توجهی در ترشحات غده‌ی آرواره‌ای می‌باشند. برای مثال، زنبوران کارگر اختلافاتی در میزان فرمون‌ها 10-HDAA/C_{10:0}DA نشان می‌دهند، درحالی که هر دو کاست دارای پروفایل‌های مختلفی برای 9-ODA/9-HDA دارند. بطور جالب توجهی، ملکه‌های گونه‌ی زنبور عسل تاریک دوست آسیابی آپیس سیرانا فاقد فرمون HVA، یکی از فرمون‌های ضروری برای آپیس ملیفرا جهت تشکل زنبوران ملازم ملکه، می‌باشند. به جهت آن که ملکه‌های آپیس سیرانا باعث ایجاد تشکل زنبوران ملازم ملکه بدون ترکیب (فرمونی) HVA می‌شود، ممکن است باعث این تصور شود که یک پاسخ آغازگر (پاسخ القا شده توسط یک فرمون آغازگر) یا توسط سرنخ‌های شیمیایی دیگر یا سرنخ‌های غیرشیمیایی اضافی دیگر، که هنوز (در این زنبوران عسل) شناخته نشده‌اند، باعث بروز این رفتار در این گونه از زنبوران عسل می‌شود).

بطور خلاصه، اطلاعات بدست آمده تا کنون نشان داده است که همه‌ی گونه‌های مختلف بررسی شده از جنس *Apis* دارای ترکیبات متفاوتی در غدد آرواره‌ای هر دو نوع زنبوران ماده (ملکه و زنبوران کارگر) دارا می‌باشند، بطوری که تمایز این دو نوع از زنبوران بخوبی آشکار می‌باشد. از طرفی مطالعات فیلوژنتیک (Alexander, 1991; Dyer, 1991; Raffiudin and

1. Cavity-nesting

2. Open-nesting





al., 2001, 2002).

بر اساس اطلاعات بدست آمده، فرض بر این است که در حضور ملکه در یک کلنی، از سنتز استرها در زنبوران کارگر جلوگیری شده و با حذف ملکه، کارگران استرهای شبیه استرهای ملکه تولید خواهند نمود. از آنجایی که زنبوران ماده با تخمدان‌های فعال شده دارای استرهایی در ترشحات غده‌ی دوفور می‌باشند، ممکن است ارتباطی بین تکوین تخمدان و ترشحات غده‌ی دوفور وجود داشته باشد. (Katzav-Gozansky et al., 2002)

در هر حال، این موضوع به میزان کمی شناخته شده و بیش‌تر در حالی از حدس و گمان قرار دارد. در سال ۲۰۰۲، کاتزاو-گوزانسکی و همکاران سوالات زیر را مطرح نمودند که نیاز به پاسخ‌دهی به آن‌ها می‌باشد: آیا یک کنترل نورواندوکرینی^۸ (در این مورد) درگیر می‌باشد؟ ماهیت علامت ملکه^۹ چیست؟ آیا یک ترکیب منفرد در ترشحات (فرومونی) ملکه از تولید مثل در زنبوران عسل کارگر ممانعت می‌نماید؟ آیا نوعی از واکنش متقابل غده‌ای وجود دارد (یعنی ترشحات غده‌ی آرواره‌ای ملکه از ترشحات استری غده‌ی دوفور در زنبوران عسل کارگر ممانعت می‌نماید)؟

فرومون‌های اعلان خطر، فرومون‌های تجمع و سایر فرومون‌های زنبوران عسل آسیایی (فرومون‌های راه‌انداز (Releaser Pheromones)

همه‌ی گونه‌های شناخته شده‌ی زنبوران عسل رفتار دفاعی متوازن و بسط یافته‌ای از خود نشان می‌دهند (Butler, 1954) که شامل چندین مکانیسم رفتاری برای دفع تهدیدات بالقوه^{۱۰} مثل (تولید) صدای هیس^{۱۱} یا وجود ارتعاش^{۱۲}، Fuchs et al., 2001، "تستودو" (ایجاد سپر دفاعی)^{۱۳} Pirk et al., 2002 - در زنبوران عسل آپیس فلورا) بوده و در صورت ناکافی بودن آن قدم بعدی دفاع همان نیش زدن زنبوران می‌باشد. این حالت تدافعی در ابتدا توسط هوبر^{۱۴} در سال ۱۸۱۴ شرح داده شد، بطوری که وی اذعان نمود حملات توسط رایحه‌ی سم زنبوران عسل افزایش یافته یا احتمالاً به راه انداخته می‌شود. مطالعات بعدی در این زمینه نشان دادند که سم زنبوران عسل، غدد سمی و کیسه‌ی سم^{۱۵} نقشی در تولید این رایحه ندارند. نشان داده شده است که ایزوپنتیل استات^{۱۶} IPA یک جزء مهم فرومون اعلان خطر می‌باشد (Boch et al., 1962; Free

در ترشحات غده‌ی دوفور در ارتباط با تکوین تخمدان در چندین گونه از زنبوران عسل شامل آپیس ملیفرا، آپیس سیرانا، آپیس آندرنیفورمیسی و آپیس فلورا را مورد بررسی قرار دادند. آن‌ها به این نتیجه رسیدند که هیدروکربن‌های C₂₁-C₃₃ در همه‌ی زنبوران عسل یک کلنی وجود داشته در حالی که ترکیبات C₂₈-C₃₈، ترکیبات مرتبط با ملکه‌ها بوده و ایکوزنول^۱، یک الکل غیر اشباع ۲۰ کربنه، فقط مرتبط با زنبوران کارگر غیر تخم‌گذار می‌باشد. در یک مقیاس ظریف‌تر، استرهای C₂₈-C₃₈ فقط مرتبط با ملکه‌های زنبوران عسل تاریک دوست^۲ در حالی که ایکوزنول، بعنوان فرمون (اعلام) خطر زنبوران عسل کارگر، فقط مختص زنبوران عسل کارگر غیر تخم‌گذار می‌باشند. بنابراین سه گروه عمده و اصلی ترشح شده توسط غده‌ی آرواره‌ای شامل: هیدروکربن‌ها، استرها و ایکوزنول می‌باشد.

نشان داده شده است که غده‌ی دوفور در سرتاسر زندگی یک زنبور عسل از لحاظ متابولیسمی فعال بوده (Katzav-Gozansky et al., 2000) و از انعطاف پذیری (با تغییر پذیری) بیوسنتتیک کاستی (وابسته به نوع کاست)^۳ در گونه‌های (مختلف) جنس آپیس برخوردار است (Katzav-Gozansky et al., 1997; Sole et al., 2002). شیمیایی، باعث افزایش تردیدها در رابطه با این موضوع می‌شود که (در این غده) مسیرهای بیوسنتتیک خاص هر کاست^۴ وجود دارد.

در مطالعه‌ی کاتزاو-گوزانسکی^۵ و همکاران در سال ۲۰۰۲ به این نکته پی بردند که بیان غده‌ای ترکیبات شیمیایی غده‌ی دوفور توسط دو عامل (۱) فاکتور اجتماعی^۶ یعنی همان حضور یا غیاب ملکه و/یا واکنش‌ها بین اعضای لانه و (۲) فیزیولوژی زنبوران کارگر یعنی (نوع) کاست، وظیفه و حالت تولید مثلی زنبوران عسل تنظیم می‌شود. غده‌ی دوفور دارای هر دو ویژگی منحصر بودن به نوع زنبوران^۷ (Katzav-Gozansky et al., 1997) و نیز تغییر پذیری بیوسنتتیک (Sole et al., 2002) می‌باشد که باعث افزایش سوالاتی درباره‌ی تنظیم فعالیت و عملکرد این غده شده است که باید پاسخ داده شوند. تخم‌های گذاشته شده توسط زنبوران کارگر که توسط استرهای شبیه استرهای ملکه پوشانده می‌شود، به همان سرعتی که تخم‌های گذاشته شده توسط کارگران، با هیچ نوع ماده‌ی فرومونی شبیه ملکه بر روی آن، از بین برده می‌شوند؛ آن‌ها نیز از بین برده می‌شوند. (که این مطلب نشان‌دهنده آن است که) قوانین خاصی بغیر از (ترشحات غده دوفور) در فرایند علامت‌گذاری تخم منحصراً دخالت دارد (Katzav-Gozansky et al., 2002).

8. Neuroendocrine
9. Queen signal
10. Potential threats
11. Hissing
12. Shimmering
13. Testudo
14. Huber
15. Venom sac
16. Isopentyl acetate

1. eicosenol
2. Cavity-nesting bees
3. Caste biosynthetic plasticity
4. Caste-specificity
5. Katzav-Gozansky
6. Social factor
7. Caste specificity





ماده	گونه	منبع
Iso-pentyl acetate	<i>A.m., A.c., A.d., A.f.</i>	Morse et al. (1967), Koeniger et al. (1979)
1- hexanol	<i>A.m.</i>	Collins and Blum (1983)
Octyl acetate	<i>A.m., A.c.</i>	Schmidt et al. (1997), Wager and Breed (2000)
Butyl acetate	<i>A.m.</i>	Hepburn et al. (1994)
1-butanol	<i>A.m.</i>	Collins and Blum (1983)
1-octanol	<i>A.m.</i>	Collins and Blum (1983)
2-methyl-1-butanol	<i>A.m.</i>	Wager and Breed (2000)
3-methyl-1-butanol	<i>A.m.</i>	Wager and Breed (2000)
Hexyl acetate	<i>A.m.</i>	Bloch et al. (1962)
2-decen-1-yl acetate	<i>A.d., A.f.</i>	Veith et al. (1978), Koeniger et al. (1979)
2-nonanol	<i>A.m., A.c.</i>	Collins and Blum (1983), Schmidt et al. (1997)
(Z)-11-eicosen-1-ol	<i>A.m., A.c.</i>	Pickett et al. (1982), Schmidt et al. (1995)
Eicosenol	<i>A.m., A.c.</i>	Schmidt et al. (1997)
Benzyl acetate	<i>A.m.</i>	Hepburn et al. (1994)

جدول-۱: اجزای فرومون اعلان خطر در گونه‌های مختلف زنبور عسل.

نقش مهمی بعنوان فرومون اعلان خطر در زنبوران عسل آپیس سرانا بازی می‌کنند. این قطرات هم‌چنین ممکن است که بعنوان حاملی برای اجزای فعال دیگر که باعث شروع رفتار دفاعی می‌شود، باشند (Veith et al., 1978; Pickett et al., 1982) این پیشنهاد که (این قطرات روغنی) احتمال دارد دارای اجزاء فرومون اعلان خطر بر روی خود باشند (Pickett et al., 1982) با نتایج دسته‌بندی کننده آن بعنوان (ساختار) غیر فعال، در هشت آزمایش از آن دسته آزمایش شامل بروز عمل نیش زدن مورد تایید قرار نگرفت. (Free et al., 1989) آن فقط از رها سازی فرومون‌های (غده) ناسانو^۲ توسط Scentsing guards ممانعت نمود. اختلاف دیگر بین دو گونه‌ی خواهری (آپیس سرانا و آپیس ملیفرا) تنها محدود به میزان ایکوزنول نبوده و از لحاظ منبع آناتومیکی آن نیز با یکدیگر متفاوت می‌باشند. در زنبوران عسل اروپایی اغلب این ترکیب شیمیایی در ناحیه‌ی ستوز^۴ ذخیره می‌شود، در حالی که در زنبوران عسل آپیس سرانا کمیت بزرگی از این ماده در خود سم ذخیره می‌شود (Schmidt et al., 1997). سه فرضیه در این زمینه جهت شرح عملکرد آن (ایکوزنول) ارائه شده است: این که (این ماده) نقش مهمی در علامت گذاری منابع غذایی یا علامت گذاری دشمنان یا بعنوان یک حامل تسهیل

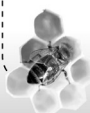
3. Nasonov

4) Setosa membrane یک ناحیه‌ی مودار کوتیکولی متشکل از بخش میانی نهمین استرونوم که قسمت متورم شده‌ی قاعده‌ی غلاف نیش (Bulb) را احاطه نموده و احتمالاً بعنوان سکویی جهت رهاسازی فرومون اعلان خطر استفاده می‌شوند (مترجم).

(and Simpson, 1968) بدنبال آن با پیشرفت تکنیک‌های آنالیز ترکیبات شیمیایی، ترکیبات بیش‌تری (تقریباً ۳۰ ترکیب شیمیایی) دخیل در این امر شناسایی گردید (جدول-۱). میزان IPA تولید شده بین گونه‌های مختلف زنبوران عسل متفاوت می‌باشد. بیش‌ترین میزان تولید IPA مربوط به زنبوران عسل آپیس دورساتا (۲۱/۸ میکروگرم) بوده و در زنبوران عسل آپیس ملیفرا برابر ۱/۹ میکروگرم ارزیابی شده است. میزان تولید IPA در زنبوران عسل آپیس سرانا و آپیس فلورا نیز برابر ۰/۲ میکروگرم ارزیابی شده است (Koeniger et al., 1979). در سال ۱۹۷۹، کوئیگر^۱ و همکاران نشان دادند که هر کدام از چهار گونه (مذکور) به استخراج دستگاه نیش از هر کدام از سه گونه دیگر با درجه‌ی کم‌تری، واکنش نشان داده و این واکنش نیز با مقدار IPA تولید/استفاده شده نمی‌تواند هماهنگ شود.

در یک مطالعه اسپمیدت^۲ و همکاران در سال ۱۹۹۷ اندام نیش زنبوران عسل آپیس ملیفرا، آپیس فلورا، آپیس دورساتا و آپیس سرانا را جداسازی نموده و سم آن‌ها را با استفاده از تکنیک GC-MS مورد آنالیز قرار دادند. نتایج نشان داد که سم زنبوران عسل آپیس سرانا دارای قطرات روغنی و بزرگی می‌باشند که در سه گونه دیگر مطالعه شده از زنبوران عسل وجود نداشت. بعلاوه بنظر می‌رسد که زنبوران عسل آپیس سرانا دارای ۵۰-۱۰۰ برابر بیش‌تر از زنبوران عسل اروپایی دارای ترکیبات ایکوزنول بعلاوه هیدروکربن‌ها و الکل‌های خطسی دراز می‌باشند، که (این ترکیبات) در قطرات روغنی بزرگ سم (این زنبوران عسل) یافت می‌شوند. در این مطالعه اسپمیدت و همکاران (۱۹۹۷) ادعان نمودند که این قطرات روغنی

1. Koeniger
2. Schmidt





سه جزء از این اجزاء مسئول رایحه لیمو هستند که شامل geraniol، geranial و neral می‌باشد. در سال ۱۹۵۴، بوتلر^۸ گزارش کرد که زنبوران عسل کارگر، غده ناسانو خود را هنگام مواجهه با گل‌ها ظاهر می‌نمایند ولی در زنبوران عسل *A. florea* بروز (فرمون‌های) غده ناسانو همراه با بروز رفتار بال زدن نبوده (Free and Williams, 1979) بعلاوه هیچ دلیلی در این موضوع نمی‌تواند یافت شود که زنبوران عسل *آپیس فلورا* از این غده جهت علامت گذاری منابع چرایی استفاده می‌نمایند.

نتیجه گیری

موفقیت زنبوران عسل بطور عمده وابسته بر توانایی آن‌ها به برقراری ارتباط موثر با یکدیگر می‌باشد که این عامل آن‌ها را قادر می‌سازد که منابع موقتی غذا را کشف نموده و پاسخ سریعی به تعرضات سازماندهی نمایند، که این خود عامل مهمی در جهت سازماندهی بهتر یک کلنی بشمار می‌رود. ارتباط شیمیایی بویژه در زنبوران عسل، بر این حقیقت استوار است که فرمون‌ها تحت شرایط وابسته به زمینه یا فضا رها می‌شوند. اینکه کدام زنبور یا زنبوران فرومونی را رها نموده و کدام زنبور یا زنبوران گیرنده‌ی فرمون مذکور بوده و چه نوعی از فرمون استفاده می‌شود، وابسته به شرایط فرق می‌نمایند (Le Conte and Hefetz, 2008). این ویژگی‌های چندگانه فرمون‌ها آن‌ها را ابزارهای مناسبی جهت ارزیابی مکانیسم‌های تکاملی اساسی گونه زایی قرار می‌دهد.

در کمپلکس *آپیس*، زنبوران عسل گونه‌های *آپیس ملیفرا*، *آپیس سیرانا*، *آپیس فلورا*، *آپیس دورساتا* و *آپیس نولوئسنیس*^۹ بینشی به ما در رابطه با (این موضوع) که چگونه یک جهش خنثی ممکن است منتهی به تطابقات عملکردی مختلف شود، همان گونه که همه گونه‌ها دارای تشابهاتی بوده و بعلاوه دارای اختلافات معنی‌داری نیز می‌باشند که یک مثال در این مورد *Z)-11-eicosen-1-ol* مربوط به زنبوران عسل *آپیس سیرانا* می‌باشد. بعلاوه، مقایسات بین گونه‌ای از فراوانی ترکیبات شیمیایی مختلف، شامل بیش از ۳۰ (ترکیب شیمیایی مختلف) که در پاسخ (رفتار) خطر درگیر می‌باشند، می‌تواند اطلاعات بیش‌تر و درک عمیق‌تری درباره تکامل ارتباط فرومونی و مکانیسم‌های نزدیک آن فراهم نماید. همان گونه که از جدول ۱- پیداست، اکثر تحقیقات فرومونی بر روی زنبوران عسل اروپایی انجام شده است. روش‌های جامع و مقایسه‌ای در بررسی تشابهات و تفاوت‌ها درون و بین سایر گونه‌های زنبوران عسل موجود نبوده و نیازمند بررسی‌های بیش‌تر است.

کننده پخش توکسین‌های سمی آبی^۱ ایفا نماید. در سال ۲۰۰۴، مارتین و جونز پیشنهاد کردند که بیوسنتز استرها و ایکوزنول در غده دوفور تحت کنترل کاست مربوطه بوده و براساس مطالعه پیکت^۲ و همکاران در سال ۱۹۸۲ آن (ایکوزنول) یک فرمون اعلان خطر مربوط به زنبوران عسل کارگر می‌باشد.

فرمون اعلان خطر دیگری که در (دستگاه) نیش که در همه‌ی گونه‌های زنبوران عسل نیز مشاهده نشده است، 2-decen-1-yl acetate می‌باشد. این ترکیب شیمیایی فقط در زنبوران عسل *آپیس دورساتا* و *آپیس فلورا* مشاهده شده و نقش ویژه‌ای در بسط دوام واکنش خطر^۳، هنگام ترکیب این ماده با IPA در مقایسه با IPA خالص، دارد. (Koeniger et al., 1979) سم غیرمعمول زنبوران عسل *آپیس سیرانا* محتوی قطرات روغنی بزرگی درون ترشح آبی متفاوت خود می‌باشند. آنالیز شیمیایی (MS-GC) نشان داد که این قطرات روغنی سمی شامل (Z)-11-eicosen-1-ol (81/2%)، الکل‌های خطی دیگر (۷/۷٪) و هیدروکربن‌های خطی (۱۱/۱٪) می‌باشد. ماده ایکوزنول در کمیت‌های بسیار بزرگ (بطور متوسط بیش از ۲۵۰ میکروگرم برای هر حشره) وجود داشته و در سایر قسمت‌های دستگاه نیش وجود نداشته و در صورت وجود در این بخش‌ها در کمیت بسیار کمی حضور دارد. بررسی مکان ذخیره ایکوزنول در زنبوران عسل اروپایی نشان داد که (این ماده) در سم موجود نبوده و مرتبط با ناحیه سِتوز، جایی که اجزای فرّار فرمون اعلان خطر ذخیره می‌شود، می‌باشد که (این موضوع) قبلاً بوسیله محققان دیگر نیز نشان داده شده است. بطور جالب توجهی، (سم) زنبوران عسل *آپیس دورساتا*، محتوی مقادیر کافی الکل نمی‌باشد. عملکرد ایکوزنول در زنبوران عسل *آپیس سیرانا* آشکار نبوده، اما ممکن است در علامت گذاری مهاجمانی که بتازگی گزیده شده‌اند یا جهت جذب زنبوران عسل چرا کننده به منابع شهد (گل‌ها) علامت گذاری شده مورد استفاده قرار گیرد.

فرمون‌های تجمع^۴

ترکیبات (شیمیایی) رها شده توسط غده‌ی ناسانو (Nasanov^۵) تاحدودی مسئول تجمع زنبوران عسل به شکل یک توده‌ی متحد و تشکیل یک واحد بهم پیوسته می‌باشند. یک کمپلکس از هفت جزء مختلف (Pickett et al., 1980) از سطح پشتی شکم آزاد می‌شود که اکثراً رهاسازی آن‌ها همراه با (بروز) رفتار بال زدن (Fanning^۶) جهت جذب سایر زنبوران عسل کارگر کلنی جهت آماده‌سازی بچه کندو^۶ یا در سازمان‌دهی رفتار دفاعی یک کلنی می‌باشد.

1. Aqueous venom toxins
2. Pickett
3. Alarm reaction
4. Aggregation pheromones
۵. لازم بذکر است که این غده در سطح پشتی حلقه‌ی هفتم شکمی زنبوران عسل کارگر قرار می‌گیرد (مترجم).
۶. Fanning تحریک زنبور عسل به منظور عمل تهویه است.
7. Swarm

8. Butler

9. A. nuluensis





1. Alexander B. (1991). A cladistic analysis of the genus *Apis*. In: Smith DR (ed) Diversity in the genus *Apis*. Westview, Boulder, pp 1–28.
2. Billen J. (1987). New structural aspects of the Dufour's and venom glands in social insects. *Naturwissenschaften* 74:340–341.
3. Billen JPJ, Morgan ED. (1998). Pheromone communication. In: Vander Meer RK, Breed MD, Espelie KE, Winston ML (eds) Pheromone communication in social insects ants, wasps, bees, and termites. Westview, Boulder, pp 3–33.
4. Blum MS, Brand JM. (1972). Social insect pheromones: their chemistry and function. *Am Zool* 12:553–576.
5. Boch R, Shearer DA, Stone BC. (1962). Identification of iso-amyl acetate as an active compound in the sting pheromone of the honeybee. *Nature* 195:1018–1020.
6. Butler CG. (1954a). The world of the honeybee. Collins, London.
7. Butler CG. (1954b). The importance of 'queen substance' in the life of a honeybee colony. *Bee World* 35: 169–176.
8. Butler CG. (1954c). The method and importance of the recognition by a colony of honeybees (*A. mellifera*) of the presence of its queen. *Trans R Entomol Soc Lond* 105: 11–29.
9. Butler CG, Fahey EM. (1964). Pheromones of the honeybee: Biological studies of the mandibular gland secretion of the queen. *J Apic Res* 3: 65–76.
10. Carlet G (1890) Me'moire sur le venin et l'aiguillon de l'abeille. *Ann Sci Nat Zool* 9: 1–17 [in French].
11. Collins AM, Blum MS. (1983). Alarm responses caused by newly identified compounds derived from the honeybee sting. *J Chem Ecol* 9: 57–65.
12. Crewe RM. (1982). Compositional variability: the key to social signals produced by honeybee mandibular glands. In: Breed MD, Michener CD, Evans HE (eds) The biology of social insects. Westview, Boulder, pp 318–322.
13. Dyer FC. (1991). Phylogeny and function of dance communication. In: Smith DR (ed) Diversity in the genus *Apis*. Westview, Boulder, pp 177–198.
14. Fuchs S, Sen Sarma M, Werber C, Tautz J. (2001). The cry of the honeybee *Apis florea*. *Mtg Euro Sect (IUSSI)*, Berlin, p 164.
15. Free JB. (1987). Pheromones of social bees. Cornell University Press, Ithaca.
16. Free JB, Simpson J. (1968). The alerting pheromones of the honeybee. *Zeit Vergl Physiol* 61: 361–365.
17. Free JB, Williams IH. (1979). Communication by pheromones and other means in *Apis florea* colonies. *J Apic Res* 18: 16–25.
18. Free JB, Ferguson AW, Simpkins JR. (1989). Honeybee responses to chemical components from the worker sting apparatus and mandibular glands in field tests. *J Apic Res* 28: 7–21.
19. Hepburn HR, Jones GE, Kirby R. (1994). Introgression between *Apis mellifera capensis*
20. Eschscholtz and *Apis mellifera* scutellata Lepeletier. *Apidologie* 25: 557–565.
21. Hepburn HR, Radloff SE. 2011. Honeybees of Asia. Springer Heidelberg Dordrecht London New York. 669 pp.
22. Huber F. (1814). New observations on honeybees. Dadant translation (1926). Dadant, Hamilton.
23. Katzav-Gozansky T, Soroker V, Hefetz A, Cojocar M, Erdmann DH, Francke W. (1997a). Plasticity of caste-specific Dufour's gland secretion in the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Naturwissenschaften* 84: 238–241.
24. Katzav-Gozansky T, Soroker V, Hefetz A. (1997b). The biosynthesis of Dufour's gland constituents in queens of the honeybee (*Apis mellifera*). *Invert Neurosci* 3: 239–243.
25. Katzav-Gozansky T, Soroker V, Hefetz A. (2000). Plasticity in caste-related exocrine secretion biosynthesis in the honey bee (*Apis mellifera*). *J Insect Physiol* 46: 993–998.
26. Katzav-Gozansky T, Soroker V, Ibarra F, Francke W, Hefetz A. (2001). Dufour's gland secretion of the queen honeybee



- (*Apis mellifera*): an egg discriminator pheromone or a queen signal? Behav Ecol Sociobiol 51: 76–86.
28. Katzav-Gozansky T, Soroker V, Hefetz A. (2002). Honeybees Dufour's gland – idiosyncrasy of a new queen signal. Apidologie 33: 525–537.
 29. Kerr WE, de Lello E. (1962). Sting glands in stingless bees have a vestigial character. J NY Entomol Soc 70: 190–214.
 30. Koeniger N, Weiss J, Maschwitz U (1979) Alarm pheromones of the sting in the genus *Apis*. J Insect Physiol 25: 467–476.
 31. Le Conte Y, Hefetz A. (2008). Primer pheromones in social hymenoptera. Annu Rev Entomol 53: 523–542.
 32. Martin SJ, Jones GR. (2004). Conservation of biosynthetic pheromone pathways in honeybees *Apis*. Naturwissenschaften 91: 232–236.
 33. Morse RA (1963) Swarm orientation in honeybees. Science 141: 357–358.
 34. Morse RA, Shearer DA, Boch R, Benton AW. (1967). Observations on alarm-substances in the genus *Apis*. J Apic Res 6: 113–118.
 35. Pain J. (1954). Sur l'ecohormone des reines d'abeilles. Comptes R Acad Sci 239: 1869–1870 [in French].
 36. Pankiw T, Winston ML, Slessor KN. (1994). Variation in response to honey bee (*Apis mellifera* L.) queen mandibular pheromone (Hymenoptera: Apidae). J Insect Behav 7: 1–15.
 37. Pickett JA, Williams IH, Smith MC, Martin AP. (1980). Nasonov pheromone of honey bee, *Apis mellifica* L. (Hymenoptera: Apidae). Part I. Chemical characterization. J Chem Ecol 6: 425–434.
 38. Pickett JA, Williams IH, Martin AP. (1982). (Z)-11-eicosen-1-ol, an important new pheromonal component from the sting of the honey bee, *Apis mellifera* L. J Chem Ecol 8: 163–175.
 39. Pirk CWW, Hepburn HR, Radloff SE, Erlandsson J. (2002). Defense posture in the dwarf honeybee, *Apis florea*. Apidologie 33: 289–294.
 40. Plettner E, Sutherland GRJ, Slessor KN, Winston ML. (1995). Why not be a queen? Regioselectivity in mandibular secretions of honeybee castes. J Chem Ecol 21: 1017–1029.
 41. Plettner E, Otis GW, Wimalaratne PDC, Winston ML, Slessor KN, Pankiw T, Punchihewa PWK. (1997). Species- and caste-determined mandibular gland signals in honeybees (*Apis*). J Chem Ecol 23: 363–377.
 42. Raffiudin R, Crozier RH. (2007). Phylogenetic analysis of honey bee behavioral evolution. Mol Phylogenet Evol 43: 543–552.
 43. Ratnieks FLW. (1995). Evidence for a queen-produced egg-marking pheromone and its use in worker policing in the honeybee. J Apic Res 34: 31–37.
 44. Schmidt JO, Morgan ED, Oldham NJ, Do Nascimento RR, Dani FR. (1997). (Z)-11-Eicosen-1-ol, a major component of *Apis cerana* venom. J Chem Ecol 23: 1929–1939.
 45. Sole CL, Kryger P, Hefetz A, Katzav-Gozansky T, Crewe RM. (2002). Mimicry of queen Dufour's gland secretions by workers of *Apis mellifera* scutellata and *A. m. capensis*. Naturwissenschaften 89: 561–564.
 46. Trojan E. (1930). Die Dufoursche Drüse bei *Apis mellifica*. Z Morphol O " kol Tiere 19:678–685 [in German].
 47. Veith J, Weiss J, Koeniger N. (1978). A new alarm pheromone (2-decen-1-yl acetate) isolated from the stings of *Apis dorsata* and *Apis florea* (Hymenoptera: Apidae). Experientia 34: 423.
 48. Wager BR, Breed MD. (2000). Does honey bee sting alarm pheromone give orientation information to defensive bees? Ann Entomol Soc Am 93: 1329–1332.
 49. Winston ML, Slessor KN. (1992). The essence of royalty: honey bee queen pheromone. Am Sci 80: 374–385.
 50. Winston ML, Higo HA, Slessor KN. (1990). Effects of various dosages of queen mandibular gland pheromone on the inhibition of queen rearing in the honey bee (Hymenoptera: Apidae). Ann Entomol Soc Am 83: 234–238.
 51. Winston ML, Higo HA, Colley SJ, Pankiw T, Slessor KN. (1991). The role of queen mandibular pheromone and colony congestion in honey bee (*Apis mellifera*) reproductive swarming. J Insect Behav 4: 649–660.