

FEROMONI PČELA

HONEY BEE COLONY PHEROMONES

Maja DRAŽIĆ¹, Nikola KEZIĆ²

SAŽETAK

U suprotnosti s hormonima, koji se izlučuju unutar organizma i djeluju isključivo na organizam koj ih je proizveo, feromoni se izlučuju van organizma i djeluju na različite jedinke iste vrste.

Da bi bio efikasan, feromon mora biti usko specifičan tako da samo jedna životinjska vrsta reagira i vrlo djelotvoran tako da je potrebna vrlo mala količina da ne iscrpljuje organizam koji ga proizvodi.

Komunikacija feromonima je najvažnija za životinje koje žive u složenim društvima, kao što su npr. mravi, pčele ili kunići. Ova socijalna bića moraju komunicirati u sakupljanju hrane, održavanju zajednice i u obrani. Kroz odašiljanje kemijskih poruka, ove se životinje mogu nadopunjavati i organizirati prema statusu i ulozi svake jedinke.

Feromoni su jednako značajni za životinje koje žive pojedinačno, samo tada se kemijska komunikacija koristi rjeđe u specifičnim trenucima tijekom njihova života, npr. u vrijeme parenja.

Zbog ekonomske važnosti, a jednako i zbog zanimanja za organizaciju socijalnog života, feromoni pčela su među najčešće istraživanim.

Proizvodnja feromona u različitim jedinki u pčelinjoj zajednici ovisi o spolu i ulozi jedinke u zajednici, odnosno, o žlijezdama koje posjeduje jedinka. Trutovi neke žlijezde uopće nemaju, a neke su slabije razvijene nego u radilica ili u matice. Jednako tako, neke žlijezde su u matice jako razvijene, a u radilica zakržljale i suprotno. Aktivnost pojedinih žlijezda vezana je za životnu dob, odnosno za poslove koje jedinka obavlja.

Utvrđeno je da feromone proizvode mandibulama (prednjoočeljusna), Nasanovljeva, Koschewnikowa, tergitne, tarzalne (stopalne) i voštane žlijezde, jednako kao i rektum matice i membrana na bazi žalca radilica. Isto tako, značajan izvor feromona je i pčelinje leglo.

Istraživanja feromona imaju ekonomsko opravdanje jer se njihovom primjenom može manipulirati štetnim insektima na poljoprivrednim površinama, odnosno upravljati pčelama u vrijeme oprašivanja.

KLJUČNE RIJEČI: feromoni, pčelinje zajednice, komunikacija

ABSTRACT

Pheromones are chemicals produced as liquids by specialised cells or glands and transmitted into the environment as liquids or gases. In contrary to hormones, which are excreted in organism and have effect exclusively on organism that produced them, pheromones are excreted outside organism and effect on different individuals of the same species.

Pheromones mediate nearly all aspects of honeybee colony life including social defence, brood care, mating, orientation, foraging and reproduction.

Pheromone investigation has high economic importance. With use of pheromones it is possible to manipulate with pest insects on crops or to direct honeybees during pollination on target plants.

KEYWORDS: pheromones, honey bee colony, communication

¹ e-mail: drazic@agr.hr

Hrvatski stočarsko selekcijski centar, Kačićeva 9, HR 10000 Zagreb, Hrvatska

² e-mail: nkezic@agr.hr

Agronomski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Svetošimunska 25, HR 10000 Zagreb, Hrvatska

Manuscript received January 15, 2000

Accepted for publication February 18, 2000

HONEY BEE COLONY PHEROMONES

Maja DRAŽIĆ¹, Nikola KEZIĆ²

DETAILED ABSTRACT

Pheromones (greek *pherein* meaning “to transfer” and *hormon* meaning “to excite”) are chemicals produced as liquids by specialised cells or glands and transmitted into the environment as liquids or gases.

In contrary to hormones, which are excreted in organism and have effect exclusively on organism that produced them, pheromones are excreted outside organism and effect on different individuals of the same species.

To be efficient, a pheromone has to be highly specific to initiate response from only one species and very effective thus only small amount is sufficient.

Pheromonal communication is most important for animals living in social communities like ants, bees or rabbits. These social animals have to communicate during foraging, colony growth, and defence. Through chemical communication, these animals can cooperate and organise according to status and role of each individual in community.

Pheromones are important for solitary animals as well. Chemical communication is used in specific situations during life, for example, during mating period.

Pheromones mediate nearly all aspects of honeybee colony life including social defence, brood care, mating, orientation, foraging and reproduction.

Pheromone production in different individuals in honeybee colony depends not only on sex and role of each individual in community, however it depends on developed glands of the individual. Drones do not possess certain glands, and some glands are less developed when comparing workers and queens. At the same time, queens have some glands highly developed that are reduced at workers and contrary. Activity of certain glands is related to the age or occupation of an individual.

Pheromones are produced in mandibular, Nasanow, Koschewnikow, tergit and wax glands, as well as rectum of a queen and membrane on the sting basis. At the same time, important source of pheromones is honeybee brood.

Pheromone investigation has high economic importance. With use of pheromones it is possible to manipulate with pest insects on crops or to direct honeybees during pollination on target plants.

KEYWORDS: pheromones, honey bee colony, communication

¹ e-mail: drazic@agr.hr

Croatian Livestock Selection Center, Kačićeva 9, HR 10000 Zagreb, CROATIA

² e-mail: nkezic@agr.hr

Faculty of Agriculture University of Zagreb, Svetošimunska 25, HR 10000 Zagreb, CROATIA

UVOD

U mjerilima cijelog životinjskog svijeta, vizualne i zvučne signale za sporazumijevanje koristi mali broj životinjskih vrsta, dok su kemijske poruke karakteristika većine organizama. Ovo je naročito izraženo kod insekata, na kojima je stečeno najviše znanja o kemijskoj komunikaciji.

Većina specifičnih reakcija insekata, kao što su seksualno privlačenje, raspršivanje, agregacija, agresivnost, signaliziranje opasnosti, regulirane su kemijskim tvarima.

U suprotnosti s hormonima, koji se izlučuju unutar organizma i djeluju isključivo na organizam koj ih je proizveo, ove se kemijske komponente izlučuju van organizma i djeluju na različite jedinke iste vrste. Ovi se spojevi zovu feromoni, riječ izvedena iz grčke riječi *pherein* što znači prenošenje i *hormon* što znači pobuđivanje. Sve tvari koje su proizvedene u sekretornim žljezdama nazivaju se semiospojevi.

Kemijskim signalima je moguće prenositi i neke poruke između različitih životinjskih vrsta, a takve spojeve nazivamo alomonima.

Općenito o feromonima

Feromoni su spojevi koje izlučuju životinje, a izazivaju fiziološke ili ponašajne odgovore druge životinje iste vrste, odnosno, djeluju kao kemijska poruka. Ovakav model komunikacije se sastoji iz tri dijela:

- mehanizma koji emitira poruku, obično u formi žljezdanog organa koji je specijalizirane strukture za oslobađanje feromona
- medija kroz koji se kemijska poruka odašilja, obično je to zrak, voda ili direktni kontakt.
- mehanizma za primanje kemijske poruke, a to je mirisni ili okusni organ organizma koji sadrži specifične stanice – kemoreceptore.

Udaljenost na koju feromon putuje da prenese kemijsku poruku ovisi o:

- učestalosti pri kojoj emiter oslobađa feromon
- najmanjoj koncentraciji molekula feromona koje primalac signala može detektirati
- odlikama medija u kojem su molekule otopljene na minimalnu detektabilnu koncentraciju
- udaljenosti na koju je potrebno prenijeti poruku

Feromone je teško klasificirati iz više razloga. Gotovo sve životinje od primitivnih protozoa do viših primata koriste feromone kao sredstvo za komunikaciju. Feromoni se razlikuju kemijski od vrste do vrste i značajno se razlikuju u bliskih organizama.

Postoje neke sličnosti u reakcijama koje izazivaju, pa se utjecaj feromona može klasificirati s obzirom na reakciju primaoca signala, koja može biti u jednoj od dvije forme:

Feromon može proizvesti trenutni efekt “*releaser effect*”, gotovo trenutnu promjenu u ponašanju recipijenta. Na primjer, članovi životinjske vrste mogu pobjeći iz nekog prostora kao odgovor na alarmne feromone izlučene od jednog člana zajednice,

Feromon može proizvesti dugotrajni “*primer effect*”. U ovom slučaju odgovor primaoca nije direktna reakcija u ponašanju, nego lanac fizioloških promjena. Primjer je feromon kojeg izlučuje pčelinje leglo, a koji sprečava razvoj jajnika u pčela radilica.

Zbog velike raznolikosti feromona, teško je opisati opće odlike, bilo fizikalne ili kemijske. Potpuno različite vrste molekula prenose slične poruke u različitim organizama.

Da bi bio efikasan, feromon mora biti usko specifičan tako da samo jedna životinjska vrsta reagira i vrlo djelotvoran tako da je potrebna samo mala količina da ne iscrpljuje organizam koji ga proizvodi.

Većina poznatih feromona sadrži između 5 i 17 ugljikovih atoma. Ovaj raspon dozvoljava dovoljno kombinacija i struktura molekula da kreira feromon koji je jedinstven za danu vrstu. Ovi prirodni produkti, velike raznolikosti uključuju organske kiseline, ketone, alkohole i velik broj alifatskih i aromatskih estera [3].

Hlapivost je važna fizikalna odlika feromona koji koriste zrak kao medij za transport. Hlapiva komponenta je ona koja isparava na relativno niskoj temperaturi. Visoka hlapivost dozvoljava feromonima da budu trenutno transportirani kroz zrak.

U velikom dijelu, hlapivost tvari ovisi o njezinoj molekularnoj masi tako da se povećanjem molekule smanjuje hlapivost. Feromoni sa 5 do 17 ugljikovih atoma su dovoljno maleni da se smatraju visoko hlapivim i da jednostavno putuju zrakom.

Feromoni koji se prenose vodom moraju biti stabilni i relativno netopivi u tom mediju. Feromoni koji daju signal u vrlo kratkom vremenu moraju se brzo razgraditi.

Identifikacija feromona

Identifikacija feromona vrlo je zahtijevan proces, a započinje prikupljanjem i izdvajanjem sekreta žljezda. U prikupljenom se uzorku zatim odjeljuju različiti spojevi, te se određuje kemijski sastav i građa svake pojedine komponente.

Nakon što je pojedini kemijski spoj izoliran, koriste se različite tehnike za identifikaciju, na primjer, kemijske reakcije, fizikalna mjerenja, te metode kojima se utvrđuje biološka reakcija organizma na spoj. Biološke metode se moraju provoditi u uvjetima što sličnijim prirodnim, a u obzir se moraju uzeti i fiziološko stanje i prethodno iskustvo testnih jedinki. Uvijek je jednostavnije ispitivanje tvari koje izazivaju trenutnu reakciju (*release*) nego tvari koje izazivaju dugotrajne promjene (*primer*) u organizmu [10].

Često je teško primjeniti biološke metode ispitivanja feromona, tako da iznova pokušavaju pronaći jednostavnije načine za ove pokuse [24].

Razvojem i primarnim korištenjem drugih osjetila, životinje i dalje zadržavaju komunikaciju feromonima.

Komunikacija feromonima je najvažnija za životinje koje žive u složenim društvima, kao što su npr. mravi, pčele ili kunići. Ova socijalna bića moraju komunicirati u sakupljanju hrane, održavanju zajednice i u obrani. Kroz odašiljanje kemijskih poruka, ove se životinje mogu nadopunjavati i/ili organizirati prema statusu i ulozi svake jedinke.

Feromoni su jednako značajni za životinje koje žive pojedinačno, samo tada se kemijska komunikacija koristi rjeđe u specifičnim trenucima tijekom njihova života, npr. u vrijeme parenja.

TIPOVI FEROMONA

Najčešći način klasificiranja feromona je prema tipu poruke koju feromon primarno prenosi. Tako feromone možemo klasificirati kao:

- seksualne atraktante
- alarmne feromone
- feromone za agregaciju jedinki
- feromone za disperziju jedinki

Seksualni atraktanti

Seksualne feromone izlučuju životinje jednog spola, a izazivaju promjene u ponašanju kod drugog spola. Ove promjene osiguravaju oplodnju i time širenje vrste. Jednom emitiran, seksualni feromon može privući potencijalnog partnera na većoj udaljenosti. Primalac prati povećanje koncentracije feromona koja ovisi o udaljenosti i kreće se od nižih prema višim koncentracijama.

Alarmni feromoni

Ovi feromoni djeluju na jedinku tako da trenutno napusti područje ili aktiviraju obrambeni mehanizam, ovisno o vrsti.

Zanimljiv je način funkcioniranja alarmnih feromona kod mrava. Kad je feromon prvi put otpušten u zrak, hlapivi materijal formira oblak oblika kugle, koji doseže radijus od 6 cm u 13 sekundi. Tad se oblak počinje smanjivati sve dok signal ne zamre. Vanjski rub oblaka sadrži nisku koncentraciju alarmne tvari, koja služi da na mjesto alarma privuče ostale članove zajednice. Na taj način mravi odgovaraju na zahtjev o pomoći. Središnji dio oblaka sadrži dovoljnu koncentraciju alarmnog feromona da pobudi i zadrži karakteristično uzbuđenje.

Agregacijski feromoni

Ovi feromoni služe da dovedu članove zajednice u jedinstvenu grupu. Agregacija se može definirati kao lokaliziranje više jedinki u blizinu izvora feromona. Agregacijski feromoni služe da ostale članove zajednice dovedu do izvora hrane ili do mjesta pogodnog za naseljavanje.

Disperzijski feromoni

Vjeruje se da disperzijski hormoni mogu služiti za više bioloških funkcija

- mogu održavati optimalnu raspršenost između pojedinih životinja,
- mogu održavati optimalnu odvojenost između teritorija socijalnih skupina životinja iste vrste i
- mogu uzrokovati raspršivanje članova vrste kad se pojavi opasnost

Teritorij je područje okupirano od jedne ili više životinja koje prepoznaju područje kao njihovo isključivo vlasništvo i brane ga od jedinki iste vrste.

Feromoni se koriste da se oglasi ostalim članovima vrste da je teritorij zaposjednut. Životinje ostavljaju sekrete u kojima su otopljeni feromoni tako da znak ostaje i ako je životinja odsutna.

Ponovno, može se govoriti o preklapanju potkategorija feromona, npr. alarmni feromoni se u nekim slučajevima mogu smatrati feromonima za disperziju, odnosno za agregaciju jedinki – ovisno kako pojedine vrste reagiraju na signal o opasnosti.

FEROMONI PČELA

Zbog ekonomske važnosti, a jednako i zbog zanimanja za organizaciju socijalnog života, feromoni pčela su među najčešće istraživanimima.

Najčešće su istraživane medonosne pčele (*Apis mellifera*) porijeklom iz Europe, Afrike i Zapadne Azije, koje su kasnije proširene u Sjevernu i Južnu Ameriku, Australiju i Centralnu i Istočnu Aziju. Daleko manje istraživanja je provedeno na autohtonim azijskim vrstama medonosne pčele (*Apis dorsata*, *Apis florea* i *Apis cerana*).

Nema puno podataka o zaprekama u komunikaciji feromonima između različitih pčelinjih zajednica, premda sekret mandibularne žlijezde matica u različitim pasmina može imati donekle različite omjere istih komponenti [10].

Žlijezde koje proizvode feromone

Proizvodnja feromona u različitim jedinki u pčelinjoj zajednici ovisi o spolu i ulozi jedinke u zajednici, odnosno, o žlijezdama koje posjeduje jedinka. Trutovi neke žlijezde uopće nemaju, a neke su slabije razvijene nego u radilica ili u matice. Jednako tako, neke žlijezde su u matice jako razvijene, a u radilica zakržljale i suprotno. Aktivnost pojedinih žlijezda vezana je za životnu dob, odnosno za poslove koje jedinka obavlja.

Utvrđeno je da feromone proizvode mandibularna (prednjočeljusna), Nasanovljeva, Koschewnikowa, tergite, tarzalne (stopalne) i voštane žlijezde, jednako kao i rektum matice i membrana na bazi žalca radilica. Isto tako, značajan izvor feromona je i pčelinje leglo.

Mandibularna (prednjočeljusna) žlijezda leži na bazi prednjih čeljusti. Dobro je razvijena i kod radilica i kod matice, a kod

matica je naročito velika. Osim što djeluje kao feromon, sekret ove žlijezde se koristi za čitav niz funkcija, a prema Tomašecu [25] otapa vosak, propolis i kožicu peludnih zrnaca, odnosno kokon.

Tergitne žlijezde su smještene od četvrtog do šestog abdominalnog tergita. Vrlo su dobro razvijene u mladim maticama, a radilice ih nemaju. Jedina uloga im je proizvodnja feromona.

Voštane žlijezde posjeduju radilice, a nalaze se od četvrtog do sedmog trbušnog segmenta kao parne tvorbe. Voštane žlijezde su najbolje razvijene kod mladih pčela u dobi od 10 do 18 dana, ali prema potrebi pčele mogu izlučivati vosak i u kasnijoj dobi [25]. Utvrđeno je da ljuščice voska i mlada voština sadrže tvari koje djeluju kao feromoni [2; 3; 4, 10].

Nasanovljeva žlijezda, katkad opisivana kao mirisna jer proizvodi jak i karakterističan miris, nije razvijena u matice nego jedino u radilica. Ova se žlijezda nalazi na dorzalnoj površini sedmog abdominalnog tergita, a njezin sekret se nakuplja u mirisnom kanalu koji je normalno pokriven [23]. Kad pčela počne izlučivati miris, posebnim mišićima povuče zadnji kolutić prema dolje, pokrovni tergit prema gore, a sama žlijezda se izboči van [25]. Nasanovljeva žlijezda proizvodi višefunkcionalne feromone.

Koschewnikowa žlijezda je sastavljena od malih nakupina stanica u komori žalca. Ovaj organ nije tako dobro razvijen u radilica kao u matica, a za svaku od kasti ima drugačiju funkciju.

Opna žalčanog aparata je izvor važnog feromona koji se oslobađa kad je žalac ispušten. Za membranu na bazi žalca, za koju se dugo smatralo da luči feromone, su Cassier i sur. [7] dokazali da samo služi kao rezervoar za feromone iz Koschewnikowe žlijezde i za feromone iz opne žalca, što su 1995. potvrdili Lensky i sur [13].

Žlijezde na tarzusu – stopalu i matice i radilica su dobro razvijene, a njihova uloga se u zajednici bitno razlikuje.

Nedugo je otkriveno da rektum matice, ali ne i radilica, izlučuje važan feromon. Žlijezdani izvor ovog feromona nije otkriven, pa se navodi da je izvor feromona rektum jer se feromon izlučuje u rektalnom eksudatu.

ODLIKE FEROMONA IZ POJEDINIH ŽLIJEZDA PČELA

Feromoni mandibularne žlijezde

Spojevi proizvedeni u mandibularnoj žlijezdi matica su centralni u svim aktivnostima zajednice. Njihove različite uloge uključuju atraktivnost za parenje, inhibiciju uzgoja matičnjaka, okupljanje radilica za vrijeme rojenja i zadržavanje radilica u blizini legla. Ovo posljednje omogućeno je stalnim boravkom pratilja oko matice koje maticu dodiruju ticalima, prednjim nogama ili ustima. Za vrijeme socijalne izmjene hrane (trophallaxis) radilice međusobno prenose i matične feromone [9, 16; 17].

Prvi identificirani spoj u matičnom feromomu bio je 9-keto-2-dekaenoična kiselina (9-ODA). Kasnije je identificirana 9-

hidroksi-2-dekaenoična kiselina (9-HDA). Smjesa ovih spojeva sprečava uzgoj matičnjaka u zajednici. Uz ove spojeve u sekretu mandibularne žlijezde matice identificirani su p-hidroksibenzoat i 4-hidroksi-3-metoksifeniletanol [4, 10, 27, 29;] koji pojačavaju djelovanje matičnog feromona. U sekretu mandibularne žlijezde matice identificiran je još niz spojeva koji biološkim metodama testiranja nisu pokazali feromonalnu aktivnost [10].

Sekret mandibularne žlijezde ima važnu ulogu u pokretanju, koheziji i stabilnosti roja, a jednako tako je vrlo jak seksualni atraktant, koji redovito privlači trutove neoplođenoj matici [14, 28, 30]. Neoplođene matice proizvode maksimalnu količinu 9-ODA u proljeće, u vrijeme učestalih sparivanja i učestale pojave rojeva [4].

Kad kućne pčele postaju čuvarice ili sakupljačice, u mandibularnoj žlijezdi počinu proizvoditi vrlo mirisnu tvar 2-heptanon (2-HP). 2-HP ima ulogu slabog alarmnog feromona na ulazu u košnicu, ali je njegova učinkovitost 20-70 puta slabija nego alarmnih feromona iz žalčanog aparata [4, 8, 10]. Jedna od vjerojatnih funkcija je da se feromon koristi direktno u obrani jer djeluje iritirajuće kad se nanese na tijelo pčele ili drugih insekata, pa tako ima ulogu obrambenog feromona. Primjećeno je da pčele prilikom obrane grizu uljeza, te Free [10] smatra, ne samo da se pčele na taj način brane nego da obilježavaju uljeza koji postaje prepoznatljiv ostalim pčelama.

Dodatno, velika koncentracija 2-HP djeluje kao repelent i čini se da je to jedna od komponenti kojima sakupljačice obilježavaju cvjetove koji ne mede, dok suprotno, u malim koncentracijama 2-HP djeluje kao atraktant.

Feromoni Nasanovljeve žlijezde

Radilice šire feromon tako da izlože žlijezdu, a samu disperziju pojačavaju lepezanjem krila [23]. Glavne mirisne komponente su monoterpeni, među kojima je najzastupljeniji alkohol geraniol – jedan od sastojaka ružinog ulja. Geraniol pčele proizvode u dobi kad prestaju biti kućne, a najviše ga proizvode sabiračice. Još dva alkohola ulaze u sastav sekreta nasanovljeve žlijezde, od kojih je nerol zastupljen u malim količinama, a farnezol ima upola manje nego geraniola. Uz ove terpenoide u sekertu Nasanovljeve žlijezde izoliran je čitav niz drugih alkohola, aldehida i njihovih derivata, te topivi proteini koji zajedno pridonose ukupnoj funkciji mirisa [6].

Sekret Nasanovljeve žlijezde služi kao signal za orijentaciju, koji može vrlo brzo privući sabiračice na izvor hrane. Isto tako, sabiračice koje su imale problema u orijentaciji pri povratku u košnicu zastaju na letu, izlože žlijezdu i šire feromon [4, 10, 23].

Pčele često izlažu Nasanovljevu žlijezdu prilikom sakupljanja hrane (na cvijetu) ili vode, ali bez lepezanja krilima, tako da širenje feromona nije usmjereno. Na taj način pomažu ostalim sakupljačicama u orijentaciji i pronalaženju izvora hrane [10].

Druga uloga sekreta Nasanovljeve žlijezde je u procesu rojenja kad ima ulogu okupljanja roja, zajedno s matičnim feromonom. Ako pri rojenju pčele izgube kontakt s maticom, prve koje je pronađu počinju lučiti feromon, te se roj vrlo brzo okupi oko matice [23].

Schmidt i sur. [22] su korištenjem sintetskih feromona ustanovili da je za održavanje roja bitnija prisutnost Nasanovljevog nego matičnog feromona. Kad odvede roj na novu lokaciju pčele izviđačice ispuštaju Nasanovljev feromon i privlače roj u novu nastambu [21].

Feromoni Koschewnikove žlijezde

Koschewnikova žlijezda oplodene matice proizvodi feromone koji su izrazito privlačni radilicama. Nije potvrđeno da ovaj feromon sprečava razvoj jajnika u radilica [10]. U oplodene matice žlijezda degnenerira u dobi od godine dana [4].

Koschewnikove žlijezde u radilica su izvor jakih alarmnih feromona, koji se oslobađaju kad je žalac ispružen. Alarmni feromon se nakuplja u naboranoj membrani na bazi žalca i nastavlja funkcionirati kad je žalac otrgnut iz tijela radilice i ostao u tijelu žrtve. Ovo rezultira da pčele nastave napadati mjesto prethodnog uboda. Izopentilacetat (IPA) je bila prva identificirana komponenta kao dio žlačanog feromona. IPA ima 20-70 puta jače djelovanje kao alarmni feromon nego 2-HP - produkt mandibularne žlijezde radilica. Sadržaj IPA je maksimalan u dobi kad radilice postanu sabiračice ili stražarice. Nije utvrđeno da matice proizvode IPA. Uz izopentilacetat, u žlačanom feromonu identificiran je niz estera i alkohola i nešto kiselina. Raznolikost komponenti proizvedenih da služe kao alarmni feromon je iz razloga što takva smjesa tvari osigurava duže trajanje signala [4, 12].

Feromoni opne (ljuskice) žlačanog aparata

Utvrđeno je da opna žalca izlučuje feromone koji dopunjuju djelovanje feromona Koschewnikovih žlijezda i osnovna im je namjena alarmiranje. Nije otkrivena žlijezda koja proizvodi feromone, ali je utvrđeno da opna žlačanog aparata ima strukturu primitivne žlijezde [7].

Feromoni tergitnih žlijezda

Abdominalne tergitne žlijezde matice proizvode feromone koji služe radilicama kao sredstvo za prepoznavanje matice, koji inhibiraju gradnju matičnjaka i razvoj jajnika u radilica. Ovi feromoni se, za razliku od mandibularnih, prenose direktnim kontaktom radilica s maticom. Sekret tergitnih žlijezda u interakciji je sa sekretom mandibularnih žlijezda privlači trutove i inducira parenje. Trutovi mogu detektirati mandibularne feromone matice na udaljenosti preko 50 metara, a feromoni tergitnih žlijezda dominiraju na udaljenosti do 30 centimetara [4, 10; 31].

Feromoni tarzalnih žlijezda (Footprint pheromon)

Matica ostavlja uljasti sekret tarzalnih žlijezda po površini saća pomoću jastučića na stopalu. Ovaj feromon zajedno s feromonima mandibularne žlijezde, kad je prisutan na saću, sprečava gradnju matičnjaka i u prenapučenim košnicama.

Za potpunu inhibiciju gradnje matičnjaka potrebna je prisutnost oba feromona, jer niti jedan samostalno nije dovoljno učinkovit [10].

Tarzne žlijezde radilica proizvode feromone, koje ostavljaju na ulazu u košnicu. Privlačnost feromona raste s porastom broja radilica koje ga ostavljaju. Radilice markiraju izvore hrane ovim feromonima i tako povećavaju privlačnost za ostale sabiračice [4].

Feromoni rectuma matice koji odbijaju radilice

Prirodna proizvodnja matice u pčelinjoj zajednici rezultira razvojem nekoliko neoplođenih matice, od kojih će samo jedna ostati matica u matičnoj zajednici. Kao posljedica toga što se matica pari s više trutova, u pčelinjoj zajednici uobičajeno ima nekoliko subfamilija od kojih sve imaju istu majku, a svaka potfamilija ima istog oca. Smatra se da pčele mogu prepoznati i među radilicama i među neoplođenim maticama prave sestre, odnosno polusestre, pa često dolazi do sukoba između potporodica. Poznat je sukob između matice i matice, ali je utvrđeno da se u zajednici mogu sukobiti matice i radilice, što je jače izraženo ako potiču od različitih potporodica [5, 19].

Neoplođene matice su često izložene agresivnosti radilica koje ih napadaju bez vidljivog povoda [2, 3, 19].

Neoplođene matice su razvile specifičan način obrne. Prilikom sukoba s radilicama, ove matice izlučuju veliku količinu vrlo mirisnog analnog sekreta (fecesa ili exudata) koji vrlo očito smanjuje i smiruje agresivnost radilica te istovremeno uzrokuje čišćene vlastitog tijela [2, 3, 5, 19, 20].

Utvrđeno je da je glavni sastojak ekskreta, odgovoran za ovakvo ponašanje *o*-aminoacetofenon (*o*-AAP). Za vrijeme prva 24 sata života nakon izlaska iz matičnjaka matica je rijetko napadnuta, pa se u tom razdoblju u fecesu ne može utvrditi *o*-AAP. Radilice prestaju napadati maticu nakon što je matica oplodena i u dobi od oko 14 dana, te ona prestaje proizvoditi ovu komponentu.

Feromoni legla

Sposobnost socijalnih insekata da identificiraju leglo i još preciznije spol i razvojni stadij je neophodna za jedinke koje brinu o leglu.

Kemijski signal, mješavina oko 10 različitih masnih kiselina i estera utvrđena na kutikuli ličinki ima dugotrajno (primer effect) djelovanje na radilice. Mohammedi i sur. [15] su utvrdili da ovaj feromon legla stimulira razvoj ždrijelnih žlijezda pčela hraniteljica, dok su Arnold i sur. [1] utvrdili da feromon legla kod radilica inhibira razvoj jajnika i polaganje jaja. No, jednako tako, kemijske signale koje proizvodi pčelinje leglo je u stanju detektirati grinja *Varroa jacobsoni*, koja time izaziva značajne štete u pčelinjim zajednicama [11; 26].

Feromoni trutova

Veličina trutovskog legla i broj trutova u zajednici u pozitivnoj je korelaciji s brojem radilica. Smatra se da matični

feromon regulira gradnju trutovskog saća, pa u malim zajednicama nema trutova za razliku od velikih zajednica [10], odnosno da trutovsko leglo proizvodi inhibirajuće feromone koji sprečavaju daljnje zalijeganje trutovskog legla kad populacija dosegne određeni broj trutova [18].

No, sami trutovi u mandibularnim žlijezdama proizvode feromone koji uvjetuju okupljanje trutova na mjestima koja su pogodna za parenje [4].

Feromoni voska

U vosku iz kojeg je izgrađeno saće moguće je utvrditi čitav niz različitih spojeva. Za dio hlapivih spojeva voska se smatra da potječu od biljaka s kojih pčele sakupljaju hranu. Analiza voska kojeg su proizvele pčele hranjene samo šećernim sirupom bez mogućnosti izlaska na pašu ukazao je da same pčele mogu sintetizirati dio ovih spojeva. Uloga ovih hlapivih tvari je da stimuliraju i pojačaju nagon za prikupljanje hrane u radilica [3].

UMJESTO ZAKLJUČKA

Istraživanja feromona su naglašena u posljednje vrijeme, a potaknuta su njihovom mogućom primjenom bilo kao atraktanta ili kao repelenta na poljoprivrednim površinama, jer je upotreba feromona u kontroli štetnih insekata jedan od načina da se smanji primjena insekticida.

Prednost je feromona da ne mogu izazvati rezistenciju i nisu opasni za druge životinjske vrste.

Istraživanja feromona unutar pčelinje zajednice nam omogućuje da razumijemo različite oblike ponašanja. No, ne smijemo zaboraviti da med nije najvažniji pčelinji proizvod nego je to oprašivanje kultiviranog i samoniklog bilja [31]. Sintetski feromoni imaju komercijalnu primjenu u privlačenju pčela na određene poljoprivredne kulture radi oprašivanja, čime značajno povećavaju atraktivnost biljke za pčele.

LITERATURA

- [1] Arnold, G., Le Conte, Y., Trouiller J., Hervet, H., Chappe B., Masson C. (1994) Inhibition of Worker Honeybee Ovaries Development by a Mixture of Fatty Acid Esters From Larvae. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Serie III – Sciences de la Vie – Life Sciences*. 317 (6) 511-515.
- [2] Blum, M. S., Fales, H. M. (1988): Eclectic Chemiosociality of the Honeybee: A Wealth of Behaviors, Pheromones and Exocrine Glands. *Journal of Chemical Ecology*, 14 (11) 2099-2107
- [3] Blum, M. S. (1989) The Chemistry and Roles of Eusocial Insect Pheromones and Allomones. *Phytochemical Ecology: Allelochemicals, Mycotoxins and Insect Pheromones and Allomones*. C. H. Chou; G. R. Waller, Eds. Institute of Botany, Academia Sinica Monograph Series No. 9. Taipei, ROC 39-47.
- [4] Blum, M. S. (1993) Honey Bee Pheromones. In: *The Hive and Honeybee*. (Graham, J.M. ed.) Dadant and Sons, Hamilton, Illinois, 373 – 400.
- [5] Breed, M.D., Stiller, T. M., Blum, M.S., Page, R.E. (1992) Honeybee Nestmate Recognition: Effects of Queen Fecal Pheromones. *Journal of Chemical Ecology*. 18 (9) 1633-1640
- [6] Cassier, P., Lensky, J. (1994) The Nasanov Gland of the Workers of the Honeybee (*Apis mellifera* L.): Ultrastructure and Behavioural Function of the Terpenoid and Protein Components. *J. Insect Physiol.* 40: 577-584
- [7] Cassier, P., Tel-Zur, D., Lensky, Y. (1994) The Sting Sheaths of Honey Bee Workers (*Apis mellifera* L.): Structure and Alarm Pheromone Secretion. *J. Insect Physiol.* 40: 23-32
- [8] Collins, A. M., Rinderer, T.E., Daly, H.V., Harbo, J.R., Pesante D. (1989) Alarm Pheromone Production by Two Honeybee (*Apis mellifera*) Types. *Journal of Chemical Ecology*, Vol. 15, No 6: 1747 – 1756.
- [9] Crailsheim K. (1998) Trophallactic Interactions in the Adult Honeybee (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 29: 97-112
- [10] Free, J. B. (1987) *Pheromones of Social Bees*. Chapman and Hall. London
- [11] Le Conte, Y., Arnold, G., Trouiller, J., Masson, C., Chappe, B. (1990) Identification of a Brood Pheromone in Honeybees. *Naturwissenschaften* 77, 334-336.
- [12] Lensky, Y., Cassier, P., Rosa, S., Grandperrin D. (1991) Induction of Balling in Worker Honeybees (*Apis mellifera* L.) by "Stress" Pheromone from Koschewnikow Glands of Queen Bees: Behavioural, Structural and Chemical Study. *Comp. Biochem. Physiol* 100 (3): 585-594
- [13] Lensky, Y., Cassier, P., Telzur, D. (1995) The Setaceous Membrane of Honey Bee (*Apis mellifera* L) Workers Sting Apparatus – Structure and Alarm Pheromone Distribution. *Journal of Insect Physiology* 41 (7) 589-595
- [14] Loper, G. M., Wolf, W. W., Taylor, O. R. (1993) Radar Detection of Drones Responding to Honeybee Queen Pheromone. *J. of Chemical Ecology* 19 (9) 1929-1938
- [15] Mohhamedi A., Crauser. D., Paris A Leconte, Y. (1996) Effect of a Brood Pheromone on Honeybee Hypopharyngeal Glands. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences Serie III – Sciences de la Vie – Life Sciences*. 319 (9) 769 – 772.
- [16] Nauman, K. (1991) Grooming behaviors and the relocation of queen mandibular gland pheromone on worker bees (*Apis mellifera* L.). *Apidologie* 22: 523-531
- [17] Nauman, K., Winston, M.L., Slessor, K.N., Prestwich, G.D., Webster, F. X (1991). Production and transmission of honey bee queen (*Apis mellifera* L.) mandibular gland pheromone. *Behav. Ecol. Sociobiol* 29: 321-332
- [18] Omholt, S. W. (1988) Drone Production in Honeybee Colonies: Controlled by a Longlasting Inhibitory Pheromone from the Drones, *J. theor Biol* 134, 309-318
- [19] Page, R. E., Post, D. C., Blum, M.S. (1987) A Honey Bee Pheromone that Repels Workers. *Chemical Signals*. In: *Chemistry and Biology of Social Insects* (ur. Eder i Rembold) Verlag J. Peperny, Munchen

- [20] Page, R. E., Blum, M. S., Fales, H. M. (1988) o-Aminoacetophenone, a pheromone that repels honeybees (*Apis mellifera* L.). *Experientia* 44: 270-271
- [21] Schmidt, J. O. (1994) Attraction of Reproductive Honey Bee Swarms to Artificial Nests by Nasanov Pheromone. *J. of Chemical Ecology* 20 (5) 1053-1056.
- [22] Schmidt, J. O., Slessor, K.N., Winston, M.L. (1993) Roles of Nasanov and Queen Pheromones in Attraction of Honeybee Swarms. *Naturwissenschaften* 80: 573-575
- [23] Snodgrass, R. E. (1910) *The Anatomy of the Honeybee*. Dept. of Agriculture, Washington, DC
- [24] Telzur, D., Lensky Y (1995): Bioassay And Apparatus For Measuring The Stinging Response Of An Isolated Worker Honey-Bee (*Apis mellifera* L var. *ligustica* Spin). *Comparative Biochemistry & Physiology A-Comparative Physiology*. 110 (4) 281-288
- [25] Tomašec, I. *Biologija pčela*. Nakladni zavod Hrvatske, Zagreb, 1949. pp 94
- [26] Trouiller, J., Arnold, G., Le Conte, Y., Masson, C., Chappe, B. (1991) Temporal Pheromonal and Kariomonal Secretion in the Brood of Honeybees. *Naturwissenschaften* 78, 368-370.
- [27] Willis, L.G., Winston, M.L., Slessor K. N. (1990) Queen Honey Bee Mandibular Pheromone Does not Affect Worker Ovary Development. *Can. Ent.* 122: 1093-1099
- [28] Winston, M. L., Slessor, K.N., Willis, L.G., Naumann, K., Higo, H.A., Wyborn, M.H., Kaminski L. A. (1989) The Influence of Queen Mandibular Pheromones on Worker Attraction to Swarm Clusters and Inhibition of Queen Rearing in the Honey Bee (*Apis mellifera* L.). *Insectes Sociaux*, Paris, 36: 15-27
- [29] Winston, M. L., Higo, H.A., Slessor, K.N. (1990) Effect of Various Dosages of Queen Mandibular Gland Pheromone on the Inhibition of Queen Rearing in the Honey Bee (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 83 (2): 234-238
- [30] Winston, M. L., Higo, H. A., Colley, S.J., Pankiw, T., Slessor, K.N. (1991) The Tole of Queen Mandibular Pheromone and Colony Congestion in Honey Bee (*Apis mellifera* L.) Reproductive Swarming (Hymenoptera: Apidae) *Journal of Insect Behavior*, Vol. 4, No. 5: 649-660.
- [31] Winston, M. L., Slessor, K. N. (1992) The Essence of Royalty: Honey Bee Queen Pheromone. *American Scientist*, 80: 374-385